





VORLESUNGEN

ÜBER

PFLANZENPHYSIOLOGIE.

VON

DR. LUDWIG JOST
PROFESSOR AN DER LANDWIRTSCHAFTLICHEN AKADEMIE
BONN-POPPELSDORF.

ZWEITE AUFLAGE.

MIT 183 ABBILDUNGEN IM TEXT.



JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1908.

Vorwort zur ersten Auflage.

Die Pflanzenphysiologie hat gerade in den letzten Jahren eine Reihe von trefflichen Bearbeitungen erfahren. Neben dem PFEFFERschen Handbuch, das die moderne Pflanzenphysiologie begründet hat, liegen kürzere Darstellungen in Lehrbüchern der gesamten Botanik z. B. von NOLL und WIESNER vor. Ein Lehrbuch der Pflanzenphysiologie von mittlerem Umfang fehlt aber augenblicklich.

Das vorliegende Buch stellt sich die Aufgabe, den mit den Grundlagen der Naturwissenschaft Vertrauten in die Physiologie der Pflanzen einzuführen. Da es sich in dieser Aufgabe mit den Vorlesungen deckt, die ich seit einer Reihe von Jahren an hiesiger Universität gehalten habe, und da es aus ihnen hervorgegangen ist, so habe ich es „Vorlesungen“ über Pflanzenphysiologie genannt.

Die Eigenart eines solchen Lehrbuches kann zur Zeit, wenn man von der Darstellungsweise absieht, nur in der Auswahl und in der Gliederung des Stoffes liegen. Wer andere Bearbeitungen der Pflanzenphysiologie kennt, wird beurteilen können, worin sich die vorliegende von ihren Artgenossen unterscheidet. Deshalb darf ich es wohl unterlassen, den Gedankengang des Buches, der aus der Inhaltsübersicht zu ersehen ist, hier zu besprechen. Noch weniger möchte ich den Versuch machen, ihn zu begründen; wenn er nicht für sich selbst spricht, wird ihm die Motivierung im Vorwort nicht aufhelfen. So kann ich mich hier darauf beschränken, einige Worte über die Behandlung der Literatur und über die Abbildungen zu sagen.

Eine Literaturzusammenstellung findet sich am Schlusse jeder Vorlesung. Sie enthält neben den fundamental wichtigen Arbeiten über das betreffende Gebiet meist auch zahlreiche Spezialarbeiten, die als Quellen einzelner Beobachtungstatsachen oder Anschauungen genannt sind. Daß in dieser Beziehung die Auswahl der Literatur willkürlich sein mußte, versteht sich von selbst; denn man könnte ja schließlich fast für jedes Wort einen oder mehrere Autoren zitieren. Die Stellung, die in der heutigen Literatur das PFEFFERsche Handbuch einnimmt, hätte fast auf jeder Seite seine Anführung notwendig gemacht; statt dessen mag hier der generelle Hinweis auf dieses

Buch genügen. Wo es dennoch zitiert worden ist, da geschah das zumeist in der abgekürzten Form „PFEFFER, Physiol.“. Dagegen sind die anderen Werke in der Regel im Text nur nach Autor und Erscheinungsjahr bezeichnet. Die Jahreszahlen dienen ausschließlich als Hinweis auf das Zitat am Schlusse der betreffenden Vorlesung, und sie sollen nicht etwa die Zeit der Entdeckung einer Tatsache, der Begründung einer Theorie kennzeichnen. Daß gerade die neuere und neueste Literatur in den Vordergrund gestellt wurde, geschah nur deshalb, weil man mit ihrer Hilfe stets auch die älteren Arbeiten auffinden kann; eine übertriebene Wertschätzung der modernen Leistungen darf man also in derartigen Zitaten nicht erblicken. Auf die Geschichte unserer Wissenschaft konnte übrigens nur an wenigen Orten, wo es sich um fundamental wichtige Fragen handelt, eingegangen werden.

Von den Abbildungen sind nur wenige Originale. Weitaus die Mehrzahl sind Kopien aus Abhandlungen und Lehrbüchern, und für ihre Herstellung bin ich Frl. A. WINNECKE zu großem Dank verpflichtet. Außerdem wurden auch den Werken von DETMER, FISCHER, GOEBEL, KLEBS, KÜSTER, STRASBURGER und VERWORN, sowie vor allem dem „Bonner Lehrbuch“ (STRASBURGER, NOLL, SCHENCK und SCHIMPER) eine Anzahl von Klischees entnommen.

Diesen Autoren spreche ich für die Erlaubnis, die Abbildungen verwenden zu dürfen, meinen besten Dank aus.

Straßburg i. E., im November 1903.

L. Jost.

Vorwort zur zweiten Auflage.

Der rasche Absatz, den die erste Auflage gefunden hat, war für den Verfasser ein Ansporn, das Buch einer gründlichen Durchsicht zu unterwerfen. Beim Vergleich mit der ersten Auflage wird man dementsprechend wohl finden, daß Fehler verbessert worden sind, und daß die Fortschritte der Wissenschaft in gebührender Weise Berücksichtigung gefunden haben. Wie der äußere Umfang, so ist aber auch die Anordnung des Stoffes im großen und ganzen unverändert geblieben. Als einzige Ausnahme ist zu bemerken, daß die Vorlesung über Energiewechsel im Anschluß an den Stoffwechsel am Schlusse des ersten Teiles untergebracht wurde und daß im Zusammenhang damit der dritte Teil als Ortwechsel (statt als Energiewechsel) bezeichnet wurde.

Ueber die Behandlung der Literatur gilt das früher Gesagte. Aus äußeren Gründen wurden die Literaturverzeichnisse an den Schluß

des Buches gestellt. Auch wurde eine Anzahl von Lehr- und Handbüchern (vgl. S. 660) nicht durch die Jahreszahl ihres Erscheinens, sondern durch die abgekürzten Titel näher bezeichnet.

Den Herren Kollegen BENECKE, FITTING, NOLL und WIENER ist der Verfasser für mancherlei sachliche Ratschläge, Herrn Dr. E. LEHMANN für treue Mithilfe bei der Korrektur und für Anfertigung des Registers zu großem Danke verpflichtet.

Bonn, im November 1907.

L. Jost.

Inhaltsübersicht.

Einleitung.

Erster Teil.

Stoffwechsel.

I. Stoffliche Zusammensetzung der Pflanze.

II. Stoffaufnahme im allgemeinen.

III. Stoffaufnahme im einzelnen. Verwendung der aufgenommenen Stoffe.

Erstes Kapitel.

Das Wasser.

Zweites Kapitel.

Die Aschensubstanzen.

Drittes Kapitel.

Kohlenstoff und Stickstoff.

A. Assimilation bei den Autotrophen.

B. Assimilation bei den Heterotrophen.

C. Dissimilation bei Auto- und Heterotrophen.

D. Eigenartige Fälle von Dissimilation und Assimilation.

Viertes Kapitel.

Energiewechsel.

Zweiter Teil.

Formwechsel.

I. Wachstum und Gestaltung unter konstanten äußeren Bedingungen.

II. Einfluß der Außenwelt auf Wachstum und Gestaltung.

A. Die unbelebte Außenwelt.

B. Fremde Organismen.

III. Innere Ursachen des Wachstums und der Gestaltung.

IV. Die Entwicklung der Pflanze unter dem Einfluß von inneren und äußeren Ursachen.

Erstes Kapitel.

Periodizität im vegetativen Leben.

Zweites Kapitel.

Periodizität in der Fortpflanzung.

Drittes Kapitel.

Vererbung und Variation.

Dritter Teil.

Ortwechsel.

I. Hygroskopische Bewegungen.

II. Variations- und Nutationsbewegungen.

Erstes Kapitel.

Schleuderbewegungen.

Zweites Kapitel.

Paratonische Bewegungen.

A. Tropismen (Richtungsbewegungen).

B. Nastien (Krümmungsbewegungen).

C. Rückblick auf die paratonischen Bewegungen.

Drittes Kapitel.

Autonome Bewegungen.

III. Lokomotorische Bewegungen.

Erstes Kapitel.

Autonome lokomotorische Bewegungen.

Zweites Kapitel.

Lokomotorische Richtungsbewegungen (Taxien).

I. Teil.

Stoffwechsel.



Vorlesung 1.

Einleitung.

Aufgaben der Physiologie. — Methoden. — Chemische Beschaffenheit und Struktur der Pflanze.

Das Wort des griechischen Philosophen πάντα ῥεῖ trifft in erster Linie für die Organismen zu; ihr Leben kann sich nur unter fortwährenden chemischen und physikalischen Veränderungen des Ganzen und seiner Teile abspielen. Unter den Veränderungen, die wir an lebenden Wesen bemerken, gibt es nun zunächst solche, die sich auch bei leblosen Naturkörpern finden. So werden, um einige Beispiele zu nennen, die Organismen durch die Wärme ausgedehnt, sie werden durch mechanische Einflüsse mehr oder minder elastisch deformiert etc. Derartige rein physikalische oder auch rein chemische Veränderungen interessieren den Physiologen nicht, oder doch nur in geringerem Maße; im Vordergrund des physiologischen Interesses stehen vielmehr solche Veränderungen, die für den Organismus charakteristisch sind, die ihn von leblosen Naturkörpern unterscheiden und die auch mit seinem Tode aufhören. Aufgabe der Physiologie ist es, diese Veränderungen festzustellen und womöglich auf bestimmte physikalische und chemische Ursachen zurückzuführen. Ihr letztes Endziel wäre: nicht nur die einzelnen Veränderungen in der Weise zu erklären, sondern auch die Gesamtheit der Veränderungen, also das Leben selbst, begreifen zu können. Dieses Ziel hat sie noch nirgends, weder im ganzen noch im einzelnen erreicht; ob sie es je erreichen wird, darüber sind die verschiedensten Ansichten — optimistische und pessimistische — laut geworden, ohne daß es bis jetzt gelungen wäre, die einen oder die anderen fest zu begründen. Der Reiz, den die Wissenschaft auf das menschliche Denken ausübt, liegt ja aber nicht in der raschen Erreichung des Endzieles, sondern in der wissenschaftlichen Arbeit selbst und damit mag es zusammenhängen, daß auch die Anhänger des „Ignorabimus" das wissenschaftliche Forschen nicht längst aufgegeben haben.

Die für den lebenden Organismus charakteristischsten Veränderungen sind nun die folgenden:

1. Am leichtesten wahrzunehmen ist die fortgesetzte Veränderung der Form, die alle Organismen während ihres Lebens erfahren. Aus kleinen und meist auch einfachen Anfängen vergrößert sich der Orga-

nismus in gesetzmäßiger Weise; er wird dabei in der Regel komplizierter; er macht eine Entwicklung durch und erzeugt schließlich wieder Anfänge zu neuen Organismen, die ihrerseits die gleiche Entwicklung durchlaufen. Wir wollen diese Veränderungen als **Formwechsel** bezeichnen.

2. Nicht bei allen Organismen ohne weiteres wahrzunehmen sind dann die Veränderungen in der Lage, die Bewegungen, die das Ganze oder seine Teile vollziehen, doch sind sie mit geeigneten Methoden überall nachzuweisen. Wir fassen diese Erscheinungen als **Ortwechsel** zusammen.

3. Bei den Tieren ist endlich die dritte Art von charakteristischen Veränderungen sehr bekannt: sie besteht in der Aufnahme von Stoffen aus der Umgebung, in der Veränderung der aufgenommenen und in der Abgabe gewisser umgewandelter Stoffe, also in einem **Stoffwechsel.** Bei den Pflanzen findet ebenfalls ein Stoffwechsel statt, wenn er auch nicht ohne besondere Hilfsmittel zu bemerken ist.

Wir haben also im folgenden den Formwechsel oder die Physiologie der Entwicklung, den Ortwechsel oder die Physiologie der Bewegung und den Stoffwechsel oder die chemische Physiologie zu behandeln, und wir werden mit dem Stoffwechsel beginnen. Allein es soll nicht unsere Aufgabe sein, eine Physiologie aller Organismen zu geben, sondern wir beschränken uns auf die Pflanzen. Wir wollen aber hervorheben, daß in den letzten Jahren die Grenzen zwischen der Physiologie der Pflanzen und der Physiologie der Tiere immer undeutlicher geworden sind, so daß man schon mit Erfolg an die Bearbeitung einer allgemeinen Physiologie hat gehen können (CL. BERNARD, Leçons. VERWORN, Allg. Phys.).

Ehe wir zum ersten Hauptabschnitt, dem Stoffwechsel, übergehen, dürften einige Worte über die **Methoden** der Pflanzenphysiologie am Platze sein; sie sind dieselben wie in der Physik und Chemie, oder doch nicht prinzipiell von jenen verschieden. Zur Feststellung der Veränderungen bedarf es immer einer möglichst sorgfältigen Beobachtung. Diese genügt aber fast nie, um auch die Ursachen der Veränderungen zu eruieren. Wir werden sehen, daß sich das Leben der Pflanze nur dann abspielt, wenn ein ganzer Komplex von Ursachen gegeben ist, und nur selten gelingt es, eine physiologische Beobachtung unter derartigen Umständen anzustellen, daß man mit Sicherheit sagen kann: die Veränderung in der Pflanze tritt nur dann und stets dann ein, wenn in der Umgebung der Pflanze eine einzige Veränderung stattgefunden hat; die letztere ist also die Ursache des Geschehens in der Pflanze. Meistens muß man künstlich dafür sorgen, daß nur ein einziger der vielen auf die Pflanze einwirkenden Faktoren verändert wird und Beobachtungen, die unter solchen Umständen ausgeführt werden, nennt man Experimente. Die Natur der Organismen bringt es aber mit sich, daß die Experimente in der Physiologie in engere Grenzen gebannt sind als die der Physik und Chemie im allgemeinen. Ein grob physikalisches Experimentieren hat deshalb in der Pflanzenphysiologie nicht selten zu ganz schweren Irrtümern geführt. Ein Beispiel mag das näher erläutern. Wenn ein Physiker einen dünnen Metalldraht, der am einen Ende befestigt ist und am anderen Ende einen Metallknopf

trägt, im Sinne der Schwerewirkung dieses Knopfes gekrümmt findet, so wird er vermuten, die Krümmung des Drahtes sei durch das Gewicht des Knopfes bedingt, und er wird die Vermutung zur Tatsache erheben, wenn sich der Draht nach Entfernung des Knopfes geradestreckt. Die Stiele der Blütenknospen von Papaver sind nun derartig gekrümmt, daß man ihre Krümmung sehr wohl für die Wirkung der Schwere der Knospe halten könnte. Man hat daher auch dasselbe Experiment gemacht, wie es der Physiker an dem eben genannten Modell der Papaverblütenknospe unbedenklich machen darf, man hat die Knospe entfernt, und siehe da, der Stiel streckte sich gerade. Man schloß daraus, daß wirklich die Knospe ihren Stiel passiv herabziehe. Als aber Vöchting (1882) das Knospengewicht in anderer Weise aufhob, indem er es durch einen Zug nach oben hin äquilibrierte, da blieb der Stiel wie er war; und als schließlich der Zug nach oben noch bedeutend größer gewählt wurde als der Zug der Knospe nach unten war, da blieb der Stiel immer noch in seiner natürlichen Stellung. Wir müssen also aus alledem schließen: das Gewicht der Knospe spielt bei der Krümmung keine wesentliche Rolle; entfernen wir aber die Knospe, so bewirkt dieser Eingriff die Geradstreckung des Stieles. Man muß demnach bei allen physiologischen Experimenten mit besonderer Vorsicht darauf bedacht sein, durch die näheren Bedingungen des Experimentes keine neuen Ursachen zu Veränderungen hervorzubringen.

Die Besprechung des Stoffwechsels setzt die Kenntnis der chemischen Zusammensetzung der Pflanze voraus. Mit dieser haben wir uns also zuerst zu beschäftigen.

Die Ergebnisse der qualitativen Elementaranalyse pflegt man dahin zusammenzufassen, daß man sagt, von den etwa 70 Elementen, die auf unserem Erdboden vorkommen, sind nur wenige als regelmäßiger Bestandteil des Pflanzenkörpers nachgewiesen, nämlich die folgenden dreizehn: H, O, Cl, S, N, P, Si, C, K, Na, Ca, Mg, Fe. Der Gewinn an wissenschaftlicher Einsicht, den eine solche Analyse liefert, ist aber um so geringer, als bei dieser Aufzählung bewußt oder unbewußt die in kleinen Mengen vorkommenden Elemente weggelassen sind. Wenn jemand behaupten wollte, bei richtigem Suchen wird man alle Elemente in der Pflanze nachweisen können, so läßt sich dagegen nicht viel sagen.

Auch die quantitative Elementaranalyse gibt uns keinen tieferen Einblick; dennoch wollen wir Ebermayer (Phys. Chem., S. 47) eine Tabelle entnehmen, die Aufschluß gibt, wie viel C, H, O, N und Asche in 100 Teilen bei 100° getrockneter Pflanzensubstanz enthalten sind.

	C	H	O	N	Asche
Weizenkörner	46,1	5,8	43,4	2,3	2,4
Haferkörner	**50,7**	**6,4**	36,7	2,2	4,0
Roggenstroh	49,9	5,6	40,6	**0,3**	3,6
Kartoffeln	44,0	5,8	**44,7**	1,5	4,0
Erbsen	46,5	6,2	40,0	4,2	3,1
Runkelrübenblätter	38,1	5,1	30,8	**4,5**	**21,5**

Ungleich wichtiger ist der Nachweis der einzelnen chemischen Verbindungen, die in der Pflanze vorkommen. Die Zahl solcher „Pflanzenstoffe“ ist aber eine so enorme, daß wir nicht daran denken

können, sie aufzuzählen. Dabei sind die diesbezüglichen Studien noch lange nicht abgeschlossen; man wird mit der Zeit vielleicht in jeder Pflanzenspezies einen oder mehrere Stoffe finden, die nur bei ihr vorkommen; einstweilen kennt man schon viele Stoffe, die für bestimmte Gattungen, Familien etc. charakteristisch sind, Fast alle diese Körper sind aber Nebenprodukte des Stoffwechsels und haben deshalb von seiten der Physiologen bisher kaum Beachtung gefunden. Wenn wir von den anorganischen Verbindungen, die doch meistens von außen aufgenommen werden, und auch von den eben genannten organischen Stoffen, die von beschränkter Verbreitung sind, ganz absehen, so bleibt uns immer noch eine große Zahl von organischen Körpern, die in jeder Pflanze gefunden werden. Es sind das die Verbindungen des Kohlenstoffs mit einem oder mit mehreren der Elemente H, O, N, S, P. Es dürfte sich empfehlen, schon hier eine flüchtige Uebersicht der wichtigsten dieser Substanzen zu geben. In ihrer Klassifizierung halten wir uns dabei mehr an die Bedürfnisse des Physiologen als an die chemische Konstitution. An eine eingehende chemische Charakterisierung dieser Stoffe können wir hier nicht denken; in Einzelfällen wird eine solche später gegeben werden, im allgemeinen aber verweisen wir auf die chemischen und physiologisch-chemischen Handbücher. (In erster Linie auf CZAPEK [Biochemie], sodann auf EBERMAYER [Phys. Chem.], HAMMARSTEN [Phys. Chem.], ABDERHALDEN [Phys. Chem.].) Wir unterscheiden:

1. Organische Säuren. Viele derselben, wie die Oxalsäure, Aepfelsäure, Weinsäure und die Zitronensäure zeigen schon durch ihren Namen an, daß sie zuerst in Pflanzen gefunden wurden; doch sind sie durchaus nicht etwa nur auf die Arten beschränkt, von denen sie den Namen erhalten haben. Auch die ersten Glieder der Fettsäuren: Ameisensäure, Essigsäure, Propionsäure, Buttersäure, sind häufig genug in der Pflanze nachzuweisen.

2. Als Fette werden die Glyzeride der höheren Fettsäuren bezeichnet, insbesondere die der Palmitinsäure, Stearinsäure und Oleinsäure. Auch die Korksubstanz ist eine Glyzerinverbindung von Fettsäuren (Korksäuren), und muß deshalb hier erwähnt werden. Ferner gehören die Wachsarten hierher; die meisten pflanzlichen Wachse sind echte Fette, also Glyzerinester, einzelne aber sind Ester einwertiger Alkohole mit Fettsäuren. Und endlich führen wir noch die Lecithine und Cholesterine (Phytosterine) an, die manche Eigenschaften mit den Fetten gemeinsam haben.

3. Von Kohlehydraten nennen wir zunächst die Monosaccharide, die entweder sechs Kohlenstoffatome führen (Hexosen), wie Glukose (Dextrose), Mannose, Galaktose, Lävulose oder nur fünf (Pentosen), wie Xylose, Arabinose. Ein größeres Molekül haben die Disaccharide, die unter Wasseraufnahme leicht in zwei Moleküle von Hexosen zerfallen, z. B. der Rohrzucker in Dextrose und Lävulose, der Milchzucker in Dextrose und Galaktose, die Maltose in zwei Moleküle Dextrose. Die größten Moleküle haben endlich die Polysaccharide (Stärke, Zellulose), die in mehrere Moleküle von Hexosen und eventuell auch Pentosen zerspalten werden können.

4. Die Aminosäuren leiten sich von Fettsäuren ab, in denen ein H durch NH_2 ersetzt ist, z. B. Asparaginsäure = Aminobernsteinsäure; Leucin = Aminoisobutylessigsäure; Alanin = Aminopropionsäure (besonders mit Phenol vereinigt als Tyrosin auftretend). Viel-

fach treten auch Amide der Aminosäuren auf, die durch Ersatz des OH im Karboxyl durch NH_2 entstehen (z. B. Asparagin = Aminobernsteinsäureamid: Glutamin = Glutaminsäureamid etc.).

5. Aetherische Oele nennt man die ölartigen, flüchtigen Stoffe, welche viele Pflanzengerüche bedingen. In chemischer Hinsicht können wir unterscheiden a) die Terpene, einfache Kohlenwasserstoffe, die z. B. im Terpentinöl, in den Oelen von Myrtaceen, Umbelliferen vorkommen. Außerdem gehört hierher der Kautschuk und die mit ihm verwandte aber durch O-Gehalt ausgezeichnete Guttapercha; b) sauerstoffhaltige Körper: hierher der Kampfer und manche Labiatenöle; c) schwefelhaltige ätherische Oele bei Alliumarten und Cruciferen. An die ätherischen Oele schließen wir die Harze an, die oft in ätherischen Oelen gelöst auftreten (TSCHIRCH 1906).

6. Die Alkaloide sind stickstoffhaltige Pflanzenbasen und verdienen genannt zu werden, weil auf ihnen die giftige Wirkung zahlloser Pflanzen beruht. Ihre physiologische Bedeutung ist noch wenig bekannt.

7. Die Glykoside sind dadurch ausgezeichnet, daß sie leicht in Hexosen und verschiedene aromatische Stoffe zerlegt werden können. So zerfällt das stickstoffhaltige Amygdalin der bitteren Mandel in Glukose, Bittermandelöl und Blausäure und das stickstofffreie Salicin in Saligenin und Glukose. Auch viele als Gerbstoffe bezeichnete Körper schließen sich den Glukosiden an und liefern bei ihrer Zerspaltung neben Gallussäure einen Zucker oder Phloroglucin. Physiologisch werden uns diese Stoffe nur wenig beschäftigen.

8. Die Farbstoffe sind chemisch und physiologisch außerordentlich verschieden. Wir nennen hier als den wichtigsten nur das Chlorophyll.

9. Die Eiweißkörper sind die wichtigsten aber auch die kompliziertesten Bestandteile der Pflanzen; sie bestehen aus C, H, O, N, S und eventuell auch Phosphor.

Quantitative Analysen ganzer Pflanzen oder größerer Pflanzenteile liegen nur wenige vor. Sie sind meist an Nahrungsmitteln ausgeführt worden und sind für unsere Zwecke nicht sehr interessant, weil sie auf zu wenige Gruppen von Körpern Rücksicht nehmen. Wir geben indes doch eine kleine Tabelle von solchen Bestimmungen, die wir KÖNIG (1882) entnehmen (siehe S. 8).

Zu dieser Tabelle haben wir noch einige Bemerkungen zu machen (vgl. KÖNIG 1897). In der ersten Kolonne ist der Wassergehalt angegeben. Man sieht, daß jeder Pflanzenteil Wasser enthält, daß dieses selbst bei den lufttrockenen Samen oft 12—15 Proz. des Frischgewichtes ausmacht, während bei lebenstätigen Pflanzen mindestens $^3/_4$ der ganzen Masse, meistens sogar beträchtlich mehr aus Wasser besteht. Das Maximum des Wassergehaltes, nämlich bis zu 98 Proz., treffen wir bei Wasserpflanzen (Algen). Ebenso belehrt uns die letzte Kolonne, daß auch Aschenbestandteile in keiner Pflanze ganz fehlen. Diese beiden Kolonnen sind ohne weiteres physiologisch brauchbar. Wesentlich anders verhält sich die Sache mit den Kolonnen II—V. Zur Berechnung der stickstoffhaltigen Pflanzensubstanz wurde der Stickstoff selbst bestimmt und die erhaltene Zahl mit 6,25 multipliziert, weil man erstens annahm, der Stickstoff komme nur im Eiweiß vor und weil man zweitens glaubte, dieses enthalte 16 Proz. Stickstoff. Beide Annahmen treffen durchaus nicht zu; das Eiweiß

	I	II	III				IV	V	VI
	Gehalt in Prozenten der frischen Substanz								
	Wasser	Stickstoff-haltige Substanz	Fett (Aether-auszug)	N-freie Extraktivstoffe				Holz-faser	Asche
				Zucker	Dextrin	Amyl.	total		
1. Weizen (Samen)	13,65	12,35	1,75	(1,44)	(2,38)	(64,09)	67,91	2,53	1,81
2. Roggen „	15,06	11,52	1,79				67,81	2,01	1,81
3. Vicia Faba „	14,76	24,27	1,61				49,01	7,09	3,26
4. Gelbe Lupine (Samen)	12,88	36,52	4,92				27,60	14,04	4,04
5. Kokosnuß[1]	5,81	8,88	67,00				12,44	4,06	1,81
6. Kartoffelknolle	75,48	1,95	0,15				20,69	0,75	0,98
7. Runkelrübe (Rübe)	87,71	1,09	0,11	6,53		2,73	9,26	0,98	0,95
8. Lauch (Blätter)	90,82	2,10	0,44	0,81		3,74	4,55	1,27	0,82
9. Kopfsalat (Blätter)	94,33	1,41	0,31				2,19	0,73	1,03

enthält 15—18½ Proz. N und außerdem kommt Stickstoff auch in Aminosäuren und anderwärts event. reichlich vor. Es hat demnach Kolonne II nur beschränkten Wert. Kolonne III gibt an, wieviel Substanz in Aether löslich ist; das sind aber nicht nur die Fette, sondern auch Wachs, Lecithin, Cholesterin, Kohlenwasserstoffe, Chlorophyll. Kolonne IV wird durch Abzug aller anderen Kolonnen von 100 als Rest erhalten; in ihr sind aber durchaus nicht nur Kohlehydrate sondern alle Stoffe enthalten, welche in verdünnter (1¼-proz.) Schwefelsäure und verdünnter Kalilauge (1¼-proz.) löslich sind, denn die Stoffe, welche diesen Reagentien Widerstand leisten, bringt Kolonne V.

Die quantitative chemische Analyse einer Pflanze, auch wenn sie noch ungemein viel detaillierter und genauer wäre als die eben besprochenen, kann uns aber niemals einen befriedigenden Einblick in das chemische Getriebe der Pflanze geben, denn die Stoffe, die bei der Analyse in einem Destillierkolben vereinigt sind, befinden sich in der lebenden Pflanze an bestimmten Orten lokalisiert und können da vielfach in keiner Weise aufeinander reagieren. Ein Blick in das Mikroskop zeigt uns ja einen außerordentlich komplizierten Bau in der Pflanze. Nehmen wir eine höhere Pflanze zur Hand, so finden wir jedes beliebige Organ aus zahllosen Bausteinen aufgebaut, die man Zellen nennt, und zwischen diesen findet man Interzellularen, d. h. Räume, die mit Luft erfüllt sind. Das Verhältnis zwischen Zellraum und Interzellularraum ist ein sehr verschiedenes. Bei gewöhnlichen Laubblättern nehmen die Interzellularen etwa den vierten oder fünften Teil des ganzen Volums ein, während sie bei Wasserpflanzen viel reichlicher sind. Im Blatt von Pistia fand UNGER (1854) etwa ⅔ aus Interzellularen und nur ⅓ aus Zellsubstanz gebildet. Von diesen Lufträumen in der Pflanze gibt uns die gewöhnliche chemische Analyse keinerlei Kenntnis und doch sind sie für die Pflanze von größter Wichtigkeit. Doch nicht alle Pflanzen haben einen so komplizierten Aufbau. Betrachten wir z. B. eine mikroskopische Alge, so entspricht ihr ganzer Körper eventuell nur einer einzigen Zelle der höheren

[1] Diese Angabe ist WIESNERS „Rohstoffen des Pflanzenreiches", 2. Aufl., entnommen.

Pflanze. Würden wir aber viele Zellen einer einzelligen Alge aufsammeln und der chemischen Analyse unterwerfen, so würde diese keine prinzipiell anderen Resultate ergeben, als wir sie oben von kompliziert gebauten Pflanzenteilen bekamen. Es ist nun vom höchsten Interesse für uns, zu sehen, aus welchen mikroskopisch unterscheidbaren Teilen eine Einzelzelle besteht und wie sich die verschiedenen oben unterschiedenen Pflanzenstoffe in ihr verteilen. Zu dem Zweck bedarf es neben der gewöhnlichen chemischen Analyse der sog. mikrochemischen Reaktionen, von deren Weiterentwicklung die Ausdehnung unserer Kenntnisse auf diesem Gebiete wesentlich abhängt. Auch jetzt schon sind wir in der Lage, eine Anzahl von chemischen Verbindungen unter dem Mikroskop zu identifizieren. Es würde uns viel zu weit führen, wenn wir die mikrochemischen Reagentien und ihre Reaktionen hier aufzählen wollten — wir begnügen uns mit der Anführung der wichtigsten Resultate. Dabei können wir es nicht vermeiden, auf morphologische Fragen einzugehen.

Als Typus einer Zelle betrachten wir die in Fig. 1 dargestellte Zelle von Draparnaldia glomerata, einer Alge des süßen Wassers. Diese Zelle ist ein zylindrisches Gebilde, an dem wir drei Hauptteile unterscheiden: 1. die Zellwand (*m*), die einen Hohlzylinder bildet und die Gestalt der ganzen Zelle bedingt; 2. einen weichen, zähflüssigen Körper, das Protoplasma (pl), das von innen her ringsum an die Zellmembran angepreßt ist und demnach einen geschlossenen Schlauch bildet; 3. den Zellsaft (die Vakuole, *v*), der den übrigen Binnenraum einnimmt. Während man nun an der Membran und im Zellsaft keine weiteren Strukturen wahrnimmt, treten solche im Protoplasma reichlich hervor. Zuerst unterscheidet man ein ringförmiges, am Rand unregelmäßig eingeschnittenes und grüngefärbtes Band, den Chloroplasten (*ch*). Sodann tritt uns ein kugeliger Körper entgegen, den man als Zellkern (*n*) bezeichnet; schließlich bleibt noch der Rest des Protoplasmas, das Cytoplasma übrig, eine farblose, durchsichtige Masse, die in der Natur am schwersten zu erkennen ist, in der aber sowohl der Chloroplast wie der Zellkern eingebettet ist.

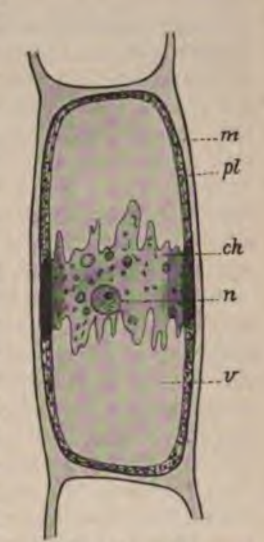


Fig. 1. Zelle von Draparnaldia glomerata. *m* Zellwand. *pl* Protoplasma. *ch* Chloroplast. *n* Zellkern. *v* Vakuole. Vergr. ca. 500.

Die aufgezählten Teile treten uns nun bei der Mehrzahl der Zellen in gleicher oder in ähnlicher Beschaffenheit entgegen. Am meisten Unterschiede treffen wir noch bezüglich des Chloroplasten an, der nur selten die gleiche Gestalt wie bei Draparnaldia hat, meistens viel einfacher gestaltet ist, häufig in Vielzahl in einer Zelle vorkommt, aber eventuell auch ganz fehlen kann. — Diese Teile beanspruchen eine sehr verschiedene Wichtigkeit. Zellsaft und Membran treten an Bedeutung hinter dem Protoplasma weit zurück; sie sind Produkte des Protoplasmas und es gibt auch Zellen, die vorübergehend oder dauernd nur aus Protoplasma bestehen. Das Protoplasma aber kann kurz als die lebende Substanz der Pflanze (und auch des Tieres) bezeichnet werden, denn

nur in den Teilen der Pflanze, die Protoplasma enthalten, treten die charakteristischen Veränderungen auf, die wir als Aeußerung des Lebens betrachten. Demnach muß uns die chemische Beschaffenheit des Protoplasmas am meisten interessieren, doch wollen wir zuvor noch einige Bemerkungen über die Chemie der Zellwand und des Zellsaftes machen.

Die Zellwand der lebenden Zelle ist kein chemisches Individuum. Sie enthält stets neben den Kohlehydraten, aus denen sie hauptsächlich besteht, noch Aschensubstanz und Wasser. Die Kohlehydrate, die sie aufbauen, sind Polysaccharide aus der Zellulosegruppe; nur selten dürfte es sich da um eine einzelne chemische Verbindung handeln, meistens wohl um ein Gemisch mehrerer, allerdings nahe verwandter Körper. Das nie fehlende Wasser aber ist nicht etwa in sichtbare Hohlräume der Zellwand eingelagert, sondern es findet sich als „Quellungswasser“ oder „Imbibitionswasser“ in feinster Verteilung zwischen den einzelnen kleinsten Teilchen der Wandsubstanz oder in ihnen. Wir können an dieser Stelle noch nicht im Detail den Quellungsprozeß studieren (Vorl. 31). Wir bemerken nur das Folgende. Eine feste chemische Bindung zwischen Wandsubstanz und Wasser existiert nicht, denn wir können das imbibierte Wasser wenigstens teilweise durch mechanische Mittel auspressen oder an der Luft verdunsten lassen; den letzten Rest können wir durch Erwärmen austreiben. Bringt man die ausgetrocknete Wand von neuem mit Wasser in Berührung, so wird dieses mit großer Gewalt aufgenommen und zwar in einer ganz bestimmten Menge, die übrigens von der Temperatur abhängt. Mit der Wasseraufnahme ist eine Volumzunahme verknüpft und zugleich eine Aenderung wichtiger mechanischer Eigenschaften des quellenden Körpers. So wie ein Stück Leim im trockenen Zustand hart und spröde, im gequollenen aber weich und biegsam ist, so verhält sich auch die Zellwand. Einen frischen Stengel von Cobaea scandens, einer bekannten Schlingpflanze, kann man um den Finger wickeln wie ein Seil, im ausgetrockneten Zustand aber ist derselbe spröde wie Glas. Es leuchtet ein, daß diese Aenderung der Eigenschaften der Zellwand durch Wassereinlagerung für die Pflanze von größter Wichtigkeit ist. — Die Aschenbestandteile der Zellwand mögen zum Teil in dem Quellungswasser gelöst sein, größtenteils aber müssen sie sich in fester Form und in feinster Verteilung zwischen den Kohlehydratpartikeln finden.

Der Zellsaft besteht seiner Hauptsache nach gewöhnlich aus Wasser, in dem freilich stets eine große Menge von organischen und anorganischen Verbindungen gelöst sind, daneben fehlt es auch nicht an festen Körpern in ihm, die zumeist durch Ausfällung gelöster Stoffe entstanden sein dürften.

Im Protoplasma weist das Mikroskop eine hyaline Grundmasse nach, in welche die schon genannten besonderen Organe des Protoplasmas, Zellkern und Chloroplasten, außerdem aber auch eine Menge von kleinen Körnchen und Tröpfchen (Mikrosomen) eingeschlossen sind, deren chemische Zusammensetzung nur z. T. bekannt ist. Daß diese Grundmasse, das „Hyaloplasma“, reichlich Wasser enthält, kann man schon aus den vielfach in ihr beobachteten Strömungserscheinungen entnehmen. In der Tat läßt sich denn auch das Wasser im Protoplasma leicht direkt nachweisen. Was dann die Grundsubstanz desselben betrifft, die vom Wasser durchtränkt wird, so finden sich

in ihr stets komplizierte stickstoff- und schwefelhaltige organische Verbindungen (Eiweißkörper), und man bezeichnete manchmal das Protoplasma geradezu als gelöstes Eiweiß. Da aber auch der Zellsaft gelöstes Eiweiß enthalten kann, und da das Eiweiß, wenn es aus der Pflanze isoliert ist. nichts mehr von seiner „Lebendigkeit" bemerken läßt, die doch gerade das Protoplasma interessant macht, so unterschied man zwischen totem und lebendem Eiweiß, und schrieb das letztere dem Protoplasma zu. REINKE und RODEWALD (1881—83) erwarben sich ein großes Verdienst als sie ein möglichst reines Protoplasma chemisch genauer studierten und zu dem Resultat kamen, daß es durchaus nicht nur aus Eiweiß besteht. Sie wählten zu ihren Untersuchungen die Plasmodien der Schleimpilze, d. h. nackte, nicht von Zellhaut umschlossene Protoplasmamassen. Diese bestehen zu drei Vierteln aus Wasser. In der lufttrockenen Substanz finden sich ferner noch rund 5 Proz. Wasser und 28 Proz. Calciumkarbonat. Da man beide Körper nicht als die spezifischen Träger der Lebenserscheinungen wird ansprechen können, so wollen wir von ihnen in der Folge absehen. In der übrigen Trockensubstanz fanden sich nun aber eine große Menge von chemischen Verbindungen, und es gelang nur zu einer ungefähren Schätzung, nicht zu einer gewichtsanalytischen Bestimmung derselben zu kommen. Diese Schätzung ist in der folgenden Tabelle resümiert (nach REINKE, Theoret. Biol., 232). Es fanden sich:

		ca.
1.	Phosphorhaltige Eiweißkörper (Plastin und Nuklein)	40 Proz.
2.	Phosphorfreie Eiweißkörper	15 „
3.	Aminosäuren	1,5 „
4.	Fette	12 „
5.	Lecithin	0,3 „
6.	Cholesterin	2 „
7.	Kohlehydrate	12 „
8.	Harz	1,5 „
9.	Salze von org. und unorg. Säuren	7 „
10.	Nicht bestimmte oder hier nicht aufgeführte Stoffe	8,7 „
		100 Proz.

Wenn wir oben hervorhoben, daß in der Pflanze ein Stoffwechsel stattfindet, eine Aufnahme von Körpern von außen, eine Umwandlung derselben in der Pflanze und endlich eine Ausgabe gewisser Stoffe, die bedeutungslos geworden sind, so müssen wir jetzt hinzufügen, daß dieser Stoffwechsel sich natürlich in erster Linie im Protoplasma vollzieht. Wir wissen deshalb bei der chemischen Analyse des Myxomycetenprotoplasmas nicht, was von den gefundenen Stoffen zum eigentlichen lebenstätigen Protoplasma gehört und was Stoffwechselprodukt ist. REINKE hat nun allerdings wahrscheinlich gemacht, daß die von ihm untersuchten Plasmodien, da sie eben im Begriff waren, in Fruchtbildung überzugehen, keine unveränderten, von außen eben aufgenommenen Rohstoffe enthalten haben dürften. So gut aber, wie in den Samen einer höheren Pflanze gewisse reichlich vorhandene Stoffe: Eiweiß, Fett und Kohlehydrate sicher nicht zum eigentlichen Protoplasma gerechnet werden können, sondern als leblose Materialien für den Aufbau der Keimpflanze deponiert sind, so müssen wir einen vielleicht großen Teil der von REINKE gefundenen Stoffe als solche sog. Reservestoffe betrachten. Es wäre aber durchaus willkürlich, irgend einen der gefundenen Körper, also z. B. gerade die an Menge dominierenden phosphorhaltigen Eiweißkörper als die wichtigsten oder

gar als die alleinigen Protoplasmastoffe zu bezeichnen. Die Möglichkeit liegt vor, daß das Protoplasma, die eigentlich lebende Substanz, stets und notwendig ein Gemisch vieler Stoffe ist; es könnte aber auch nur ein Stoff Träger des Lebens sein und manche Erfahrung, die wir später machen werden, läßt es nicht unwahrscheinlich erscheinen, daß gerade dieser Stoff nur in ganz geringer Quantität vorhanden zu sein brauchte.

Aber da tritt eine neue Frage an uns heran. Muß denn das Leben gerade an bestimmte Stoffe gebunden sein, die wir als Träger des Lebens bezeichnen dürfen, oder kommt das Leben vielleicht durch eine bestimmte Anordnung der an sich leblosen Stoffe zustande? Man hat immer gern die Organismen mit Maschinen verglichen und in der Tat liegen zwischen beiden auffallende Analogien vor. Die Leistung der Maschine hängt ja aber nicht in erster Linie von der chemischen Beschaffenheit ihrer Teile, sondern von ihrem Bau, ihrer Anordnung ab. Ob wir eine Maschine aus Messing oder Stahl herstellen, das wird wohl die Dauer und die Präzision derselben beeinflussen, nicht aber die Art ihrer Tätigkeit. Es läßt sich nun nicht leugnen, daß die Annahme, es könnte auch im Organismus mehr auf die Anordnung der kleinsten Teile als auf ihre stoffliche Beschaffenheit ankommen, manches Verlockende hat.

Ernst Brüke (1861) gebührt wohl das Verdienst, zum erstenmal mit Nachdruck eine feinere Struktur im Protoplasma als Ursache seiner Lebensäußerungen gefordert zu haben. Er schrieb im Jahre 1861 (S. 386): „Von den organischen Substanzen, welche in die Zusammensetzung der Zelle eingehen, wissen wir, daß die Struktur ihres Moleküls schon eine sehr komplizierte ist.... Aber wir können uns mit einer solchen, wenn auch komplizierten Molekularstruktur, für die Zelle nicht begnügen. Wir können uns keine lebende vegetierende Zelle denken, mit homogenem Kern ... und einer bloßen Eiweißlösung als Inhalt, denn wir nehmen diejenigen Erscheinungen, welche Lebenserscheinungen bezeichnen, am Eiweiß als solchem durchaus nicht wahr. Wir müssen deshalb der lebenden Zelle, abgesehen von der Molekularstruktur der organischen Verbindungen, welche sie enthält, noch eine andere und in anderer Weise komplizierte Struktur zuschreiben, und diese ist es, welche wir mit dem Namen Organisation bezeichnen."

Um diese Organisation zu ergründen hat man das Protoplasma mit den neueren starken und stärksten Objektiven studiert. Zu einem allseitig anerkannten Resultat haben aber diese Studien nicht geführt. Auf zoologisch-anatomischer Seite sind mehrere Theorien aufgestellt worden, denen zufolge das Protoplasma aus distinkten Elementarteilen bestehen sollte: so aus Körnchen (Granula), aus Fibrillen, die sich event. netzförmig vereinigen, oder endlich aus kleinen Waben (Bütschli 1892). Von botanischer Seite dagegen wurde hervorgehoben, daß überhaupt keine dauernde, feststehende Struktur im Protoplasma vorkomme, daß vielmehr ein bestimmtes Protoplasma je nach Umständen retikulär, fibrillär oder alveolär sein könne (Berthold 1886; Klemm 1895; Fischer 1899; Degen 1905). Im großen und ganzen neigen die Botaniker gegenwärtig wohl immer mehr der namentlich von Berthold (1886), A. Meyer (1895) und A. Fischer (1899) vertretenen Ansicht zu, wonach das Plasma eine Flüssigkeit (Wasser) ist, in welcher ein Gemenge von hochmolekularen Stoffen

wie Eiweiß oder noch kompliziertere Körper, teils gelöst, teils suspendiert ist. Mikroskopisch erscheint diese Flüssigkeit oft ganz homogen; das Ultramikroskop (vgl. GAIDUKOW 1906) weist aber in ihr, wie in anderen kolloidalen Lösungen, distinkte Teilchen nach. Solche kolloidale Lösungen zeigen aber nicht selten „Entmischungsvorgänge", sie trennen sich in einen mehr flüssigen Teil (d. h. in Wasser, das feste Körper gelöst enthält) und in einen mehr festen Teil (d. h. in einen festen Körper, der Wasser gelöst enthält). Je nach Umständen kann dann der feste Körper die Gestalt von Waben annehmen, deren Hohlräume der flüssige Körper einnimmt, oder er fällt in Form von Körnchen, Fädchen und Netzwerken aus. Auch im Protoplasma dürfte sich das Auftreten solcher Strukturen durch Entmischungsvorgänge erklären; Bildung und Wiederlösung derselben kann während des Lebens erfolgen (DEGEN 1905). Auch bei der Abtötung des Protoplasmas können sich solche Strukturen bilden. Denn wie FISCHER (1899) gezeigt hat, wirken die zum Fixieren verwendeten Reagentien fällend auf die Eiweißkörper des Protoplasmas und man hat es vielfach in der Hand, je nach Verwendung dieses oder jenes Fixiermittels, den Bau des Protoplasmas sehr verschieden darzustellen.

Wenn somit die Organisation des Protoplasmas durch alle diese Studien auch nicht aufgedeckt worden ist, so wird doch niemand mehr glauben, das Plasma sei eine homogene Lösung der zahlreichen in ihm aufgefundenen Körper. Die gleiche oder auch nur eine ähnliche Struktur, wie in einer Maschine, auch beim Protoplasma anzutreffen, hat ja wohl niemand erwartet, der Vergleich mit der Maschine darf also offenbar nicht sehr ins Detail geführt werden. Wegen der Vielseitigkeit der Leistung und wegen des Ueberwiegens der chemischen Vorgänge vor den mechanischen im Protoplasma ist es vielleicht überhaupt zweckmäßiger einen Vergleich mit einer chemischen Fabrik, anstatt mit einer einzelnen Maschine anzustellen. In einer Fabrik werden eventuell im gleichen Raum vielerlei chemische Verwandlungen ausgeführt; viele derselben müssen aber von anderen streng getrennt werden, wenn anders das gewünschte Resultat erzielt werden soll. So finden auch im Raum einer Zelle im Protoplasma Oxydation und Reduktion, Aufbau und Abbau statt und schon aus diesem Grund muß das Protoplasma eine Organisation haben, es müssen einander widerstreitende Reaktionen isoliert sein. Daß gerade in diesem Sinne eine Wabenstruktur große Bedeutung haben kann, hat FR. HOFMEISTER (1901) betont. Jeder einzelne der unzähligen Wabenräume könnte dann als ein durch die Wabenwand dauernd oder vorübergehend nach außen abgeschlossener Rezipient betrachtet werden; auf dem Raume eines Kubik-μ könnten die heterogensten Reaktionen eintreten. Und so dürfte es die Aufgabe der Zukunft sein, weder die stoffliche Beschaffenheit noch die Organisation des Protoplasmas einseitig zu betonen, sondern unter Anerkennung beider weitere Fortschritte auf diesem schwierigen Gebiete anzubahnen. Wir möchten aber noch ausdrücklich hervorheben, daß das Fiasko der rein chemischen Untersuchung des Protoplasmas durchaus nicht beweist, daß chemische Besonderheiten keine Rolle im Protoplasma spielen. Daß wir bisher eine lebendige chemische Verbindung, oder ein lebendiges Gemisch von chemischen Verbindungen nicht gefunden haben, ist ja selbstverständlich, denn das erste, was der physiologische Chemiker mit der lebenden Substanz vornimmt, die er analysieren will, ist doch,

daß er sie abtötet. Die Erfahrungen der physiologischen Chemie haben zur Genüge gezeigt, daß es sich bei den Eiweißkörpern nicht nur um sehr komplizierte, sondern auch um sehr empfindliche, sehr labile Substanzen handelt, die schon durch anscheinend ganz geringfügige Einflüsse dauernd verändert werden. Man kann kaum daran zweifeln, daß die sichtbaren Veränderungen, die im Protoplasma z. B. durch leichten Druck erzielt werden und die zu lokalem oder totalem Absterben führen, nicht nur auf Veränderung der Organisation, sondern auch auf chemischen Umsetzungen beruhen, die irreparabel sind. Chemische Veränderungen können schon eintreten, wenn Wasser zu einem Protoplasmateilchen hinzutritt, das bisher von Salzlösung umgeben war, und sie werden mit größter Sicherheit zu erwarten sein, wenn die Inhalte etwa zweier Waben oder zweier Vakuolen, die vorher getrennt waren, sich vereinigen. Reinke (Theoret. Biol.) sagt: „Wenn man eine noch rein protoplasmatische Fruchtkörperanlage (eines Myxomyceten) in einer Porzellanschale nur wenig mit der Mörserkeule verreibt, wobei die Substanz doch quantitativ und aller Wahrscheinlichkeit nach auch chemisch ungeändert bleibt, so ist die Organisation unwiederbringlich zerstört und die nachfolgende Differenzierung (= die Ausbildung des Fruchtkörpers) unterbleibt. Man ist also imstande, ohne chemischen Eingriff irgendwelcher Art das Protoplasma mit der Mörserkeule zu töten.“ Dieser Ansicht können wir also durchaus nicht beistimmen, wir sind überzeugt, daß das Verreiben im Mörser auf die in der oben mitgeteilten Analyse untersuchten Körpergruppen allerdings ohne Einfluß gewesen sein dürfte, aber die eigentlichen Eiweiße und die Phosphorproteide dürften doch stark modifiziert worden sein.

Die Ausführungen über Chemie und Struktur des Protoplasmas gelten für das Gesamtprotoplasma, also ebensowohl für das Cytoplasma wie für das Protoplasma des Kernes und der Chloroplasten. Denn auch Kern und Chromatophoren sind lebendige Glieder der Pflanze, sind Organe des Protoplasmas. In chemischer Hinsicht sind aber neben vielen Uebereinstimmungen auch schon manche Differenzen namentlich zwischen dem Cytoplasma und dem Karyoplasma aufgefunden worden. Wir führen diese nicht an, weil sie bis jetzt für die Physiologie noch keine Bedeutung gewonnen haben. Aus demselben Grunde besprechen wir auch die Ergebnisse der Chemie der Eiweißkörper hier nicht. Daß diese Resultate bald mehr als bisher physiologische Verwertung finden, ist sehr zu hoffen.

So hat uns schon der erste Versuch, einen Einblick in den chemischen Aufbau der Pflanzen zu gewinnen, mitten hinein in die schwierigsten Fragen geführt, bei denen wir abbrechen müssen, ohne eine irgendwie befriedigende Antwort geben zu können. Die chemische Untersuchung einer beliebigen Pflanze lehrt uns aber trotzdem manches Wichtige; vor allem sehen wir, daß die Pflanze aus Elementen aufgebaut ist, die sich auch in ihrer Umgebung in Erde, Wasser, Luft vorfinden; wir sehen zweitens, daß diese Elemente in der Pflanze zu komplizierteren Verbindungen zusammengetreten sind als in ihrer anorganischen Umgebung. Wir haben auch schon vorausgreifend bemerkt, daß die Pflanze Stoffe aus der Umgebung aufnimmt und in ihrem Inneren verwandelt. Mit der Stoffaufnahme werden wir uns nun zunächst genauer bekannt machen müssen.

Vorlesung 2.

Die osmotischen Eigenschaften der Zelle[1]).

Zur Untersuchung der Art und Weise der Stoffaufnahme gehen wir von der Betrachtung der Einzelzelle aus. Wenn diese nackt ist, wie z. B. bei den Myxomyceten, so kann sie auch feste Körper umfließen und damit ins Innere aufnehmen; in der großen Mehrzahl der Fälle aber macht die starre Zellhaut das Eindringen fester Körper ganz unmöglich, und die Pflanze ist auf flüssige, bezw. gelöste Nahrung angewiesen. In der Natur handelt es sich fast ausschließlich um die Aufnahme von Wasser und von im Wasser gelösten festen oder gasförmigen Substanzen. Daß nun das Wasser sowohl in die Zellmembran wie in das Protoplasma eindringen kann, ist ohne weiteres klar, da ja beide, wie wir sahen, selbst wasserdurchtränkt sind. Eine andere Frage ist die nach der Aufnahme der gelösten Körper; diese ist nicht ohne weiteres selbstverständlich, und tatsächlich können auch nicht alle wasserlöslichen Substanzen ins Innere der Zelle gelangen. Wenn wir fragen, ob das an den Eigenschaften der Zellwand oder des Protoplasmas liegt, so müssen wir uns zunächst die physikalischen Gesetze der Diffusion und der Osmose ins Gedächtnis zurückrufen, denn in diese Kategorie von Erscheinungen haben wir die Vorgänge bei der Stoffaufnahme der Zellen einzureihen.

Es ist bekannt, daß zwei miteinander mischbare Flüssigkeiten oder Lösungen, z. B. Alkohol und Wasser oder Wasser und wässrige Kupfervitriollösung, wenn sie vorsichtig in einem hohen Glaszylinder übereinandergeschichtet werden, zunächst zwei deutlich voneinander getrennte Massen darstellen. Bald aber schwindet die scharfe Grenzlinie zwischen beiden, indem Kupfervitriolmoleküle in das Wasser und umgekehrt Wassermoleküle in die Kupfervitriollösung zu wandern beginnen. Diese unter dem Namen Diffusion bekannte Stoffwanderung geht so lange, bis eine völlige Vermischung stattgefunden hat, bis also die Flüssigkeitsmasse eine einheitliche geworden ist, überall die gleiche Konzentration hat. Wenn nun aber die Diffusion sich an zwei Flüssigkeiten vollzieht, die nicht frei aneinander grenzen, sondern von einer porösen Wand getrennt sind, so wird dadurch unter Umständen manches an dem Prozeß geändert, und man spricht von Osmose. Wählen wir wieder Wasser und wässrige Kupfersulfatlösung als Flüssigkeiten; bringen wir diese in den Schenkeln einer U-förmig gebogenen Glasröhre unter und trennen sie durch eine Scheidewand (*s* Fig. 2) aus Ton, tierischer Blase, Pergamentpapier, so fällt sofort auf, daß die beiden Stoffe nicht mit gleicher Geschwindigkeit durch diese Wand hindurch können, vielmehr das Wasser in größeren Mengen zum Kupfersulfat eindringt als umgekehrt dieses zum Wasser. Die Folge muß natürlich eine Zunahme der Flüssigkeit auf der Kupfervitriolseite sein; das Flüssigkeitsniveau steigt also hier in gleichem



Fig. 2.

1) Man vgl. auch Höber (Physik. Chemie) und Livingstone 1903.

Maße als es auf der Gegenseite sinkt. Dasselbe Resultat würden wir bei Verwendung beliebiger anderer Salze oder von Alkohol an Stelle des Kupfervitriols erhalten. Daß aber das Resultat wesentlich von der Beschaffenheit der trennenden Membran abhängt, das zeigt ein Versuch mit einer dünnen Kautschukhaut zwischen Alkohol und Wasser; in diesem Falle geht mehr Alkohol als Wasser durch die Wand durch. Das Endresultat aller solcher Versuche ist aber, solange die trennende Wand permeabel für beide Körper ist, immer eine völlige Vermischung, so daß also auf beiden Seiten der trennenden Wand gleiche Konzentration herrscht. Die Zellmembran verhält sich nun ähnlich wie Pergamentpapier oder tierische Blase, sie setzt also dem Durchdringen von Wasser einen geringeren Widerstand entgegen als dem der Salzlösungen; mit der Zeit vermögen aber doch auch die Salze durch sie zu passieren, und nur für hochmolekulare Körper wie Gummi, Eiweiß etc. ist die Zellhaut sehr schwer oder gar nicht permeabel.

Die osmotischen Eigenschaften des Protoplasmas weichen dagegen im wichtigsten Punkt von denen der Zellhaut ab und stimmen mit denen überein, die man an den sog. semipermeablen Membranen beobachtet hat. Diese sind nämlich für gewisse Stoffe, z. B. für viele Salze, Zucker, vollkommen impermeabel, während sie von Wasser leicht durchdrungen werden. Setzt man also eine solche semipermeable Membran an Stelle der Wand im Versuch Fig. 2, so tritt zwar das Wasser zum Kupfervitriol, aber keine Spur von diesem zum Wasser. Es kann daher unter diesen Umständen auch nie zu einer endlichen gleichmäßigen Vermischung beider Flüssigkeiten kommen, es bleibt immer eine einseitige Ansammlung des einen Stoffes bestehen. Semipermeable Membranen treffen wir nun zunächst einmal in den sog. „Niederschlagsmembranen“, die bei der Berührung wässeriger Lösungen, z. B. von Ferrocyankalium und Kupfervitrol oder von Tannin und Leim entstehen. Die auftretenden Fällungen, der „gerbsaure Leim“ und das Ferrocyankupfer lassen sich aber nicht wohl in Form von Häuten gewinnen, die an Stelle der Scheidewand in Fig. 2 eingesetzt werden könnten, und selbst wenn das gelänge, so ist doch eine solche Wand derartig zerbrechlich, daß sie zum Experimentieren völlig ungeeignet wäre. Deshalb hat W. PFEFFER (1877) in seinen grundlegenden Untersuchungen auf diesem Gebiete die Niederschlagsmembran von Ferrocyankupfer in die Wand oder an die Wand einer porösen Tonzelle von der Form gelagert, wie sie beim DANIELLschen Element Verwendung findet. Dadurch gewinnt die Niederschlagsmembran große Festigkeit und der ganze Versuch nimmt die Gestalt unserer Fig. 3 an. Füllt man dann ins Innere der Tonzelle etwa eine 10-proz. Lösung von Rohrzucker, für den die Ferrocyankupfermembran impermeabel ist und stellt die Tonzelle in Wasser, so strömt letzteres in sie ein und die verdünnte Zuckerlösung fängt an, in dem Rohr *R* zu steigen. Sperren wir aber dieses Rohr mit Quecksilber *Qu* in der U-förmig gebogenen Röhre ab, so zeigt sich bald,

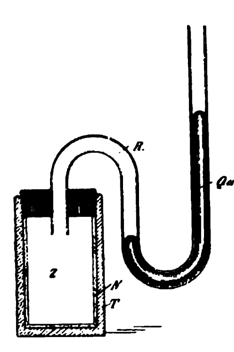


Fig. 3. PFEFFERsche osmotische Zelle. *T* Tonzelle. *N* Niederschlagsmembran. *Z* Zuckerlösung. *R* Manometerrohr, bei *Qu* mit Quecksilber gefüllt.

daß der Wassereintritt trotz des Gegendruckes der Quecksilbersäule fortdauert. Es kommt schließlich zu einem Gleichgewichtszustand, wenn die eindringende Wassermenge pro Zeiteinheit ebenso groß ist, wie die durch den Quecksilberdruck herausgepreßte. Den Druck, der im Innern der Tonzelle herrscht, nennt man osmotischen Druck; die Höhe der Quecksilbersäule ist ein direktes Maß für ihn. Der Apparat dient also zum Messen osmotischer Drucke und heißt deshalb Osmometer.

Die PFEFFERsche osmotische Zelle hat nun mit einer Pflanzenzelle eine große Aehnlichkeit und diese wird eine vollkommene, wenn wir — wie das die Fig. 3 darstellt — die Niederschlagsmembran der Tonwand innen anlagern, was für viele Versuche, unbeschadet der Festigkeit der Membran, möglich ist. Es entspricht dann der Füllung der Tonzelle der Zellsaft, der ja in der Tat aus Rohrzucker bestehen kann; das Protoplasma wird durch die Ferrocyankupfermembran vertreten und die Zellwand durch den Ton. Wird also z. B. die Zelle einer Alge (Fig. 1) in Wasser gebracht, so strömt dieses durch Zellhaut und Protoplasma in die Vakuole, die dadurch an Volumen zunimmt. Die Zellhaut wird dabei elastisch gedehnt und preßt durch ihr Kontraktionsbestreben Wasser aus der Vakuole aus. Es tritt schließlich auch hier ein Gleichgewichtszustand ein, wenn die in der Zeiteinheit eindringenden und austretenden Wassermengen gleich groß sind. Der osmotische Druck, der im Osmometer an der Höhe der Quecksilbersäule erkannt werden kann, äußert sich an der lebenden Zelle durch die Spannung bezw. Verlängerung der Zellhaut. Macht man mit einer feinen Nadel einen Einstich in die langen Zellen einer Nitella, die man zwischen Daumen und Zeigefinger hält, so kann man die Kontraktion, die mit dem Aufheben des Druckes erfolgt, direkt fühlen. In der unverletzten Zelle wird durch diesen osmotischen Druck, den man auch als Turgordruck zu bezeichnen pflegt, das Protoplasma fest an die Zellhaut angepreßt; ohne eine solche Widerlage würde es dem Druck so wenig gewachsen sein wie die Ferrocyankupfermembran ohne die Tonzelle.

Da das Protoplasma aber seiner Konsistenz nach weit von den Niederschlagsmembranen aus gerbsaurem Leim oder aus Ferrocyankupfer abweicht und viel mehr einer Flüssigkeit als einem festen Körper gleicht, so ist es von großem Interesse zu konstatieren, daß auch echte Flüssigkeiten die Eigenschaften der Semipermeabilität besitzen können. So ist z. B. Wasser für Aether durchlässig, für Benzol nicht, und wenn eine Wasserschicht in eine Membran eingelagert wird, die einerseits an reinen Aether, andererseits an Benzol angrenzt, so sind die Bedingungen für die Entstehung eines osmotischen Ueberdruckes auf der Benzolseite gegeben (NERNST 1890).

Wenn wir untersuchen wollen, für welche Stoffe das Protoplasma permeabel ist und für welche nicht, so können wir entweder zu bestimmen versuchen, welche Stoffe aus dem Zellsaft nach außen diffundieren (Exosmose) oder welche von außen nach innen diffundieren (Endosmose). — Nun kennen wir wenigstens in einigen Fällen den Inhalt der Vakuole genau genug, um eine eventuelle Exosmose aus ihr sicher feststellen zu können. So wissen wir z. B., daß die Zellen der Zuckerrübe außerordentlich reich an Rohrzucker sind, an einem Stoff also, der der chemischen Untersuchung auch in kleinen Spuren nicht entgehen kann. Als nun DE VRIES (1877) dicke Schnitte

aus der Zuckerrübe, an denen alle Reste des aus angeschnittenen Zellen stammenden Zuckers sorgfältig weggewaschen waren, in Wasser legte, konnte er zeigen, daß selbst nach 14 Tagen kein Zucker aus ihnen herausdiffundiert war. Nimmt man zu dem gleichen Versuch statt der weißen die rote Rübe, so findet man, daß auch für den roten, im Zellsaft gelösten Farbstoff das Protoplasma ebenso impermeabel ist, wie für den Rohrzucker. Wir werden aber später sehen, daß nicht alle Zellen sich so verhalten wie die Rübe in dem VRIESschen Versuch. Ja selbst die Rübe verhält sich unter Umständen anders. Tatsächlich zeigen viele Zellen eine deutliche Exosmose, nicht nur von Zucker, sondern auch von Salzen, Eiweiß, Asparagin etc. (vgl. S. 28).

Zu einer allseitigen Kenntnis von der Permeabilität des Protoplasmas gelangen wir aber durch das Studium der Exosmose nicht, weil wir ja auf die zufällig in der Vakuole vorkommenden Körper beschränkt sind und weil wir diese außerdem nur selten genau kennen. Studieren wir dagegen die Endosmose, so sind wir zwar in der Wahl der Körper, die wir an die Zelle herantreten lassen, unbeschränkt, allein ob wir zu Resultaten kommen oder nicht, hängt doch lediglich davon ab, ob wir bestimmte Kriterien für die Aufnahme oder die Nichtaufnahme finden. Ein solches Kriterium und zwar zunächst einmal für die Impermeabilität des Protoplasmas liefert uns nun die Plasmolyse, eine Erscheinung, mit der uns zuerst NÄGELI (1855) bekannt gemacht hat, und die dann durch Arbeiten von DE VRIES (1877) und PFEFFER (1877) in einer so hervorragenden Weise klar gelegt worden ist, daß sie zurzeit nicht nur eines der beststudierten Phänomene der Pflanzenphysiologie ist, sondern auch, weit über die Fachwissenschaft hinausgreifend, das größte Interesse für die Lehren der allgemeinen Chemie gewonnen hat.

Wir gehen am besten wieder von der Betrachtung einer Algenzelle aus, und nehmen an, der Inhalt ihrer Vakuolenflüssigkeit sei uns bekannt, er sei z. B. eine 10-proz. Rohrzuckerlösung. Was geschieht, wenn diese Zelle in reines Wasser gebracht wird, das haben wir schon gesehen. Jetzt untersuchen wir, wie sich die Zelle verhält, wenn wir sie in eine Lösung von Rohrzucker bringen, die indes zunächst einmal weniger konzentriert sein soll als der Zellsaft. Einer solchen Zuckerlösung wird offenbar die Vakuole weniger Flüssigkeit entziehen können als reinem Wasser, und zwar um so weniger, je konzentrierter wir sie nehmen. Wenn der Fall eintritt, daß innerhalb und außerhalb des Protoplasmas gleich konzentrierte Lösungen sind, dann vermag die Zelle gar kein Wasser mehr aus der Umgebung aufzunehmen, und wenn gar die Konzentration außerhalb stärker wird als die der Vakuole, dann wird der Vakuole Wasser entzogen und sie muß sich verkleinern. Dabei verhalten sich aber die Zellmembran und der Protoplasmaschlauch entsprechend ihren Eigenschaften ganz verschieden. Das Protoplasma folgt andauernd der sich verkleinernden Vakuole; die starre Zellmembran dagegen vermag dem Plasma nur insoweit zu folgen, als sie vorher durch den osmotischen Druck gedehnt war. Ist sie spannungslos geworden (Fig. 4, II), so kann sie sich nicht weiter verkürzen und dann muß es zur Abhebung des Protoplasmas von der Zellwand, zur „Plasmolyse" kommen, die (Fig. 4, III) in den Ecken der Zelle beginnt und dahin führt, daß der Protoplasmaschlauch als Ellipsoid oder Kugel frei im Innern des Zellgehäuses liegt (Fig. 4, IV). Hat

man die plasmolysierende Lösung mit einem passenden Farbstoff, z. B. Indigokarmin, Anilinblau gefärbt, dann sieht man, daß sie durch die Zellwand durchgegangen ist und den Raum zwischen der Wand und dem farblosen Plasma ausfüllt; der Versuch zeigt zugleich die Durchlässigkeit der Membran, die Undurchlässigkeit des Protoplasmas



Fig. 4. Junge Zelle aus dem Rindenparenchym des Blütenstiels von Cephalaria leucantha. *m* Zellhaut. *pl* Protoplasma. *v* Vakuole. I. in Wasser. II. in 4-proz. Salpeterlösung. III. in 6-proz. Salpeterlösung. IV. in 10-proz. Salpeterlösung. (Nach DE VRIES 1877.)

für diesen Farbstoff. Gibt man zur plasmolysierten Zelle wieder Wasser, so wird die Plasmolyse rückgängig, ohne daß die Zelle einen sichtbaren Schaden genommen hätte. Mit dem Abtöten des Protoplasmas, z. B. durch Erhitzen, werden aber seine diosmotischen Eigenschaften ganz verändert; es ist jetzt für Farbstoffe, Salze etc. durchlässig.

Mit Hilfe der Plasmolyse läßt sich nun leicht feststellen, daß das Protoplasma für zahlreiche wasserlösliche Stoffe impermeabel ist. Wenn nur die richtige Konzentration gewählt wird, dann gelingt die Plasmolyse mit Rohrzucker so gut wie mit Traubenzucker, mit Kochsalz so gut wie mit Kalisalpeter. Die richtige Konzentration aber kann empirisch bestimmt werden. Zum Vergleich der plasmolytischen oder osmotischen Wirksamkeit verschiedener Substanzen muß man diejenige Konzentration eines Stoffes aufsuchen, welche gerade die ersten Spuren der Plasmaabhebung bewirkt (Fig. 4, III unten). Diese Konzentration hat dann eine etwas stärkere osmotische Wirksamkeit als der Zellinhalt; eine Konzentration von genau gleicher Wirksamkeit kann ja noch keine Abhebung herbeiführen. Untersuchungen von DE VRIES (1884) haben gezeigt, daß die osmotische Wirkung nicht vom Gewicht der Substanz, sondern von der Anzahl der Moleküle abhängt, die sich in der Flüssigkeit gelöst finden. Die gleiche Zahl von Molekülen aber werden wir erhalten, wenn wir die Substanzen im Verhältnis ihres Molekulargewichtes lösen. Hat man in einem Liter so viel Gramm gelöst als die Molekulargewichtszahl angibt, so nennt man diese Einheit „ein Grammolekül im Liter“ oder eine „Mole“. Von Rohrzucker müssen demnach 342 g (= 34,2 Proz.), von KCl 74 g, von NaCl 58 g im Liter gelöst werden, wenn man eine Mole haben will. DE VRIES fand also, daß eine Mole Invertzucker, Rohrzucker, Aepfelsäure, Weinsäure, Zitronensäure etc., kurz eine Mole einer jeden wasserlöslichen, organischen metallfreien

Substanz genau gleiche osmotische Wirkung hat. Aequimolekulare Lösungen sind isosmotisch.

Es mag gleich hier erwähnt werden, daß man demnach die Plasmolyse in der Chemie zur Bestimmung des Molekulargewichtes benutzen kann, wie DE VRIES (1888, b) an dem Beispiel der Raffinose gezeigt hat. Für diese Zuckerart sind von verschiedenen Chemikern differente Formeln und demnach auch Molekulargewichte angenommen worden, zwischen denen zu entscheiden war

1. $C_{11}H_{22}O_{12}$ + 3 H_2O; Mol.-Gew. = 396
2. $C_{18}H_{32}O_{16}$ + 5 H_2O; „ = 594
3. $C_{36}H_{64}O_{32}$ + 10 H_2O; „ = 1188.

Es wurden nun die eben plasmolysierenden Lösungen von Raffinose und von Rohrzucker für ein und dasselbe pflanzliche Objekt festgestellt, und aus deren Konzentration ergab sich, daß 3,42 Proz. Rohrzucker isosmotisch, also auch äquimolekular mit 5,957 Proz. Raffinose ist. Da 3,42 Proz. Rohrzucker 0,01 Mole im Liter ist, so muß auch 5,957 Proz. Raffinose = 0,01 Mole sein, also muß das Molekulargewicht der Raffinose 595,7 sein, was in glänzender Weise mit der Formel 2 stimmt, deren Richtigkeit später auch auf anderem Wege festgestellt wurde.

Aber was für die organischen metallfreien Stoffe gilt, das stimmt durchaus nicht für alle Verbindungen. Es müßten ja z. B. 101 g Kalisalpeter in 1000 g Wasser genau denselben osmotischen Effekt geben wie 342 g Rohrzucker; tatsächlich wirken sie ungefähr wie 1,5 Molen Rohrzucker, also $1^1/_2$mal so stark als man erwarten sollte. DE VRIES (1884) hat nun gezeigt, daß man bei manchen Körpern $1^1/_2$-, 2-, $2^1/_2$-fach größere Wirkung erhält als bei der äquimolekularen Zuckerlösung; um ganze Zahlen zu gewinnen, setzt er die Wirkung einer bestimmten Lösung = 2 und bekommt dann für andere Substanzen mehr oder minder genau die Zahlen 2, 3, 4, 5; diese Zahlen nennt man (mit PFEFFER) isosmotische Koeffizienten; sie geben an, um wieviel größer der osmotische Wert einer bestimmten Substanz gegenüber Zucker = 2 ist und sie sind zur Berechnung dieses Wertes bei plasmolytischen Untersuchungen von großem Wert.

Wenn wir jetzt hervorheben, daß diese isosmotischen Koeffizienten nur für verdünnte Lösungen Geltung haben, so kommen wir damit auch auf die Erklärung der Erscheinung, warum eine Salpeterlösung z. B. $1^1/_2$mal so stark wirkt, als man nach der Zahl der in ihr enthaltenen Moleküle erwarten sollte. Durch eine ganze Anzahl von Tatsachen hat die neuere Chemie den Nachweis liefern können, daß in verdünnten Salzlösungen die Moleküle teilweise in ihre Bestandteile, die „Ionen" zerfallen („dissoziieren"). So zerfällt z. B. der Kalisalpeter in das Kation K^+ und in das Anion NO_3^-. Jedes freie Ion aber hat osmotisch dieselbe Bedeutung wie das ganze Molekül. Der Grad der Dissoziation hängt nun einerseits von der Verdünnung der Lösung, andererseits von der Natur der gelösten Substanz ab. Im Extrem können alle Moleküle dissoziiert sein. Die isosmotischen Koeffizienten geben zwar kein genaues, aber doch ein ungefähres Maß für den Grad der Dissoziation; ihre Bedeutung liegt auf rein praktischem Gebiete, sie sind in ihrer Abrundung bequem, wenn man den osmotischen Wert einer bestimmten Lösung kalkulieren will.

Die Ursache des osmotischen Druckes hat man früher in der

Anziehung zwischen dem löslichen Stoff und seinem Lösungsmittel gefunden; heute ist eine andere Anschauung üblich: man schreibt mit VAN'T HOFF den gelösten Körpern die gleichen Eigenschaften zu wie den Gasen. Da diese kinetische Theorie der Lösung und des osmotischen Druckes ihre experimentelle Basis in den Untersuchungen hat, die PFEFFER zu pflanzenphysiologischen Zwecken ausführte, so dürfte es passend sein, hier in Kürze auf sie einzugehen.

PFEFFER kam es bei seinen osmotischen Untersuchungen (1877) vor allem darauf an, zu zeigen, daß die hohen osmotischen Drucke, deren Existenz in gewissen pflanzlichen Zellen kurz vorher von ihm nachgewiesen worden war, durch kristallinische Körper wie Rohrzucker, Kalisalpeter und andere Stoffe mit relativ kleinen Molekülen zustande kommen, während die Physiker bis dahin gerade große Moleküle, wie sie bei den kolloidalen Körpern (Eiweiß, Gummi etc.) vorkommen, zur Erzielung eines hohen osmotischen Druckes für nötig gehalten hatten. Es waren eben nur Stoffe wie Pergamentpapier, tierische Häute etc. als abschließende Membranen in den Osmometern verwendet worden und mit diesen geben in der Tat die kolloidalen Körper höhere Drucke als die kristallinischen, weil die letzteren sehr leicht durchdiffundieren. Als aber an Stelle solcher Häute von PFEFFER die semipermeablen Niederschlagsmembranen in Benutzung genommen wurden, war es leicht, hohe osmotische Drucke mit Hilfe von Kristalloiden zu erhalten. PFEFFER bediente sich der oben geschilderten Tonzelle, der eine Ferrocyankupfermembran eingelagert war. Für Rohrzucker verschiedener Konzentration ergab ein Versuch folgende Druckhöhen in Zentimeter Quecksilber:

Zucker in Gew.-Proz.	Druckhöhe in cm
1	53,8
2	101,6
4	208,2
6	307,5
1	53,5

Daraus ist zunächst zu entnehmen, daß die osmotische Wirkung, die erzielte Druckhöhe, ziemlich genau der Konzentration proportional geht. Berechnet man dann aus dem Mittelwert des von einer 1-proz. Lösung in mehreren Versuchen erzielten Druckes = 50,5 cm Quecksilber, den Druck einer 34,2-proz. Lösung (= 1 Mole), so findet man 1727 cm oder 22,7 Atm. Diese Zahl aber bildet den Grundstein der VAN'T HOFFschen Vergleichung des osmotischen Druckes mit dem Druck der Gase. Für die Gase gilt das BOYLEsche Gesetz: „das Produkt aus Volum und Druck eines Gases ist eine Konstante". Wenn also das Volum abnimmt, muß der Druck im selben Maß zunehmen. Bei gewöhnlichem Atmosphärendruck nimmt nun 1 Mole Sauerstoff (32 g) oder eine Mole Kohlensäure (44 g) einen Raum von 22,4 Litern ein. Komprimieren wir das Gas, bis wir die Mole in einem Liter haben, so müssen wir offenbar einen Druck von 22,4 Atm. aufwenden. Der Druck von 1 Mole Gas im Liter entspricht also so genau, wie man es irgend erwarten kann, dem Druck von 1 Mole Rohrzucker in der PFEFFERschen osmotischen Zelle und auf diese Uebereinstimmung baut die VAN'T HOFFsche Theorie, wenn sie sagt: der osmotische Druck beruht auf den Stößen der im Wasser gelösten Moleküle und Ionen auf die Wand der Zelle. Uebrigens

sind alle Ergebnisse botanischer Untersuchungen über die Höhe des osmotischen Druckes durchaus unabhängig von dieser physikalischen Theorie, die ja auch nicht die einzig mögliche ist (vgl. STEINBRINCK 1904).

So gut wie es bei den Gasen völlig gleichgültig ist, ob die in einem Gefäß abgesperrten Moleküle einheitlich sind oder chemische Verschiedenheiten aufweisen, so muß es auch für die Höhe des osmotischen Druckes in der Pflanzenzelle ohne Bedeutung sein, ob der Zellsaft nur aus Rohrzucker besteht, wie wir bisher annahmen, oder ob er ein kompliziertes Stoffgemisch darstellt. Solange diese Stoffe nicht chemisch aufeinander reagieren, solange also die Zahl der Moleküle und Ionen unverändert bleibt, und solange das Protoplasma impermeabel ist, so lange ändert sich auch der osmotische Druck nicht, und wir können seine Größe durch Plasmolyse stets feststellen, einerlei ob wir die Natur der Stoffe kennen oder nicht. Wenn wir also z. B. bei Anwendung einer 3,5-proz. Rohrzuckerlösung an irgendeiner Pflanzenzelle gerade eben die Anfänge einer Plasmolyse konstatieren, während die 3-proz. Lösung noch unwirksam war, so folgt aus diesem Versuch, daß der Zellsaft ungefähr mit 3,5 Proz. Rohrzucker isosmotisch ist, also auch denselben Druck ausübt, wie diese Lösung; und das sind annähernd $2^1/_2$ Atmosphären. Man kann aber anstatt des Rohrzuckers auch einen anderen Stoff zur Plasmolyse verwenden; kennt man nur dessen Molekulargewicht und seinen isosmotischen Koeffizienten, so hat die Berechnung des osmotischen Druckes aus den Ergebnissen der plasmolytischen Untersuchung keine Schwierigkeit. In der Tat hat man vielfach statt des Rohrzuckers den Kalisalpeter genommen, weil das Protoplasma für diesen häufig fast völlig impermeabel zu sein scheint. Es entspricht einer 1-proz. Salpeterlösung eine 5,13-proz. Lösung von Rohrzucker.

Erwähnt mag noch werden, daß nicht alle Zellen gleich günstig zur Ausführung plasmolytischer Untersuchungen sind. In *jungen*, wachsenden Zellen ist die Membran durch den osmotischen Druck gedehnt, sie kontrahiert sich, wie wir sahen, bei der Aufhebung desselben. Diese Kontraktion muß also auch bei der Plasmolyse eintreten; damit sind aber gewisse Komplikationen in der Berechnung des osmotischen Druckes gegeben, die an dieser Stelle nicht besprochen werden sollen (vgl. Vorl. 32). Aber auch nicht *jede erwachsene* Zelle ist geeignet; vielfach sind die ersten Anfänge der Plasmolyse nicht gut zu beobachten und doch kommt es gerade auf sie an. Wenn es sich um plasmolytische Studien im allgemeinen handelt, und nicht um die Bestimmung des osmotischen Druckes bei ganz bestimmten Zellen, dann bedient man sich deshalb mit Vorliebe *ausgewachsener* Zellen, die einen *gefärbten Zellsaft* führen, und an denen die Abhebung des Protoplasmas von der Membran besonders gut zu beobachten ist; so hat z. B. DE VRIES die Epidermiszellen der Blattunterseite von Tradescantia discolor empfohlen, und sie werden viel benützt.

Detailangaben über die absolute Größe des osmotischen Druckes gehören nicht hierher (vgl. Vorl. 32); wir bemerken nur, daß Drucke von 5—10 Atmosphären etwas ganz Gewöhnliches in der Pflanze sind. Es finden sich aber von diesen Mittelwerten nach oben und nach unten hin Abweichungen. Unter 3 Atmosphären scheint der Druck aber selbst in ganz ausgehungerten Zellen nicht

zu sinken; er steigt dagegen auf ca. 15—20 Atmosphären in der Rübe und in der Küchenzwiebel, auf 40 Atmosphären in den Grasknoten.

Auch die jugendliche Zelle, die noch keine Vakuole besizt, weist einen Turgordruck auf; die osmotisch wirksame Substanz muß hier im Protoplasma gelöst sein. Später findet sie sich jedenfalls vorwiegend in der Vakuole, und sie wird in dieser in dem Maße neugebildet, als das Vakuolenvolumen mit dem Zellenwachstum sich vermehrt.

In den Zellen der Rübe und der Zwiebel, die wir soeben als Beispiele für besonders hohen osmotischen Druck genannt haben, ist derselbe offenbar eine weiter nicht nützliche Wirkung der angesammelten Reservestoffe. Werden diese, was bei anderen Reservestoffbehältern häufig geschieht, zu größeren Molekülen, z. B. Stärke, kondensiert und unlöslich, so hört ihr osmotischer Druck ganz auf. Auch in manchen anderen Zellen mag die Aufstapelung der Stoffe die Hauptsache, der durch sie erzielte Druck eine vielleicht sogar unerwünschte Nebenwirkung sein; das trifft aber nicht allgemein zu. Vielfach hat der osmotische Druck eine ganz bestimmte Funktion. Durch ihn wird ja, wie schon bemerkt, die Zellmembran in Spannung gehalten, und solange sie sich in Spannung befindet, hat sie eine größere Festigkeit als in der plasmolysierten Zelle. Auch einem dünnwandigen Kautschukballon kann man durch Spannung seiner Membran, also durch Aufblasen, ganz ebenso eine erhöhte Festigkeit geben, wie sie die Pflanzenzelle durch den osmotischen Druck gewinnt. Tatsächlich besteht die Festigkeit, die wir an dünnwandigen wachsenden Zellen beobachten, nur auf dem osmotischen Druck; schon ein geringer Wasserverlust hebt die Spannung der Zellhaut auf und vernichtet die Straffheit der Zelle. Den Zustand der Straffheit nennt man Turgeszenz und deshalb nennt man auch die Ursache derselben häufig Turgordruck; Turgordruck ist also identisch mit osmotischem Druck. — Ueber die Bedeutung des Turgordruckes für das Wachstum vgl. Vorl. 20.

Aus den bisherigen Erörterungen ergibt sich nun für die Frage der Stoffaufnahme das Resultat, daß das Protoplasma zwar für Wasser leicht durchlässig, für viele gelöste Stoffe aber gänzlich impermeabel ist. Dieses Ergebnis muß um so mehr auffallen, als wir ja untersuchen wollten, wie die in der Zelle vorkommenden Substanzen in sie hineingelangen. Aus der Tatsache, daß im Zellinnern nicht nur Wasser vorhanden ist, folgt aber mit zwingender Notwendigkeit der Schluß: es können sich nicht alle Stoffe so verhalten wie Rohrzucker, Kalisalpeter, oder der Farbstoff der roten Rübe, es muß auch Stoffe geben, die durch das Protoplasma zu diffundieren vermögen. Und in der Tat haben die Untersuchungen der letzten Jahre uns viele Substanzen kennen gelehrt, deren Eindringen in die Zelle durch die verschiedensten Methoden nachgewiesen werden kann.

Bleiben wir zunächst einmal bei der plasmolytischen Methode, so dient sie in gleicher Weise zur Feststellung der Impermeabilität, wie der Permeabilität. So hatte de Vries (1888 a) schon darauf hingewiesen, daß Glyzerin zwar Plasmolyse bewirke, daß diese aber nach einigen Stunden wieder rückgängig gemacht wird. Die Ursache des Aufhörens der Plasmolyse liegt im Eindringen von Glyzerin in die Zelle. Dieses erfolgt langsam. Wenn aber schließlich seine Kon-

zentration innerhalb und außerhalb gleich groß ist, dann ist die Turgeszenz der Zelle wieder hergestellt, denn das beiderseits in gleicher Konzentration vorhandene Glyzerin hat für die Turgeszenz so wenig Bedeutung, als wenn es beiderseits fehlte. Der osmotische Druck aber hat zugenommen und wenn jetzt wieder plasmolysiert werden soll, so muß eine konzentriertere Lösung verwendet werden als früher.

In ähnlicher Weise, aber zum Teil schneller, zum Teil langsamer, geht die Plasmolyse zurück, die durch Harnstoff, Erythrit, Glykol etc. veranlaßt wird (Overton 1895). Zum Ausgleich sind bei Verwendung von Spirogyra für Glykol, Acetamid, Succinimid nur wenige Minuten nötig, für Glyzerin dauert er zwei, für Harnstoff fünf und für Erythrit 20 Stunden. Overton hat aber auch Stoffe gefunden, die noch schneller als Glykol das Plasma durchdringen, die überhaupt keine Plasmolyse verursachen, sondern sich wie Wasser verhalten, so z. B. Alkohol. Da das Molekulargewicht des Alkohols 46 ist, so muß eine 1-proz. Alkohollösung denselben osmotischen Wert haben, wie eine 7,5-proz. Rohrzuckerlösung, und wenn z. B. gefunden wurde, daß eine Spirogyrazelle durch 8 Proz. Rohrzucker plasmolysiert wird, so müßte eine 1,1-proz. Lösung von Alkohol denselben Dienst leisten. Man kann aber weder durch diese, noch durch Konzentrationen von 1, 2, 3 Proz. Alkohol Plasmolyse erzielen. Der Alkohol dringt eben rasch durch das Plasma durch. Daß in der Tat der beobachtete Effekt auf einer Durchdringung des Plasmas und nicht etwa auf einer Schädigung durch den Alkohol beruht, das sieht man sofort, wenn man zur 8-proz. Rohrzuckerlösung noch 3 Proz. Alkohol zufügt: jetzt tritt dieselbe normale Plasmolyse ein, wie wenn der Zucker in reinem Wasser gelöst wäre. In der gleichen Weise hat Overton für eine große Menge von organischen Substanzen, z. B. Aether, Chloralhydrat, Sulfonal, Coffein, Antipyrin etc. leichtes Durchdringen durch Protoplasma konstatiert.

Ist nun auch der auf diese Art geführte Nachweis des Eindringens vieler Körper in die Zelle unanfechtbar, so haftet ihm doch der Nachteil an, daß er nicht anschaulich ist: man sieht ja das Eindringen der Körper nicht, man erschließt es nur. Wenigstens muß man das nach dem bisher Gesagten annehmen; es entspricht aber nicht ganz den Tatsachen. Denn nicht wenige der angeführten Körper verraten das Eindringen in den Zellsaft, indem sie dort sichtbare Veränderungen hervorrufen. Zu diesen gehören vor allen Dingen Ausscheidungen unlöslicher Körper, wie man sie im Zellsaft nach Eindringen von Coffein, Antipyrin, Acetamid etc., auch von Ammoniumkarbonat, wahrnimmt. Ueber die Natur dieser Ausfällungen ist noch wenig bekannt und nur für gewisse Fälle wissen wir, daß es sich um Verbindungen mit Gerbstoffen handelt: so beim Coffein und Antipyrin. Da diese Gerbstoffverbindungen im Zellsaft unlöslich sind, während der Gerbstoff gelöst war, so muß es [illegible] Ausfällungen kommen. In anderen Fällen, z. B. bei Verwendung von Ammoniumkarbonat, spielt vielleicht nur die Veränderung der [illegible] Reaktion des Zellsaftes eine Rolle. Sicher [illegible]
Aenderung der [illegible]
stoffe zu er[illegible]
wie der Lackmus[illegible]
[illegible]

verdünnter Lösungen von freien Säuren, wie auch von Alkalien beobachtet, ohne daß durch sie eine Schädigung des Protoplasmas erfolgt wäre.

Am anschaulichsten und in vieler Hinsicht am wichtigsten ist der Durchgang vieler Anilinfarbstoffe durch das Protoplasma, mit dem uns PFEFFER (1886) bekannt gemacht hat. Da die in den Vakuolen gelöst vorkommenden natürlichen Farbstoffe, solange das Protoplasma normal funktioniert, nicht zu exosmieren vermögen, hatte man das Protoplasma generell als impermeabel für Farbstoffe betrachtet, wußte aber andererseits schon lange, daß das getötete Protoplasma sehr viele Farbstoffe aufnimmt und speichert. Die meisten Anilinfarbstoffe sind aber Gifte für die Zelle, und wenn man nicht ganz verdünnte Lösungen anwendet, dringen sie wohl in das Protoplasma ein, aber erst, nachdem sie es getötet haben. Unter den relativ ungiftigen steht Methylenblau obenan, das in einer Konzentration von 1 : 100000 oder 1 : 10000 von den Pflanzen ohne Schädigung leicht ertragen wird. Eine Lösung von 1 in 100000 Wasser ist nun zwar in einer Schichtdicke von einigen Zentimetern eine schön blaue Flüssigkeit; in einer Glasröhre von 1 mm Weite aber ist die Färbung kaum noch wahrzunehmen, und in einer Kapillare von 0,1 mm Durchmesser ist auch mit dem Mikroskop nichts mehr von ihr zu sehen. Würde also der Zellsaft von Spirogyra aus einer solchen Lösung bestehen, so wäre davon n i c h t s zu entdecken. Daraus folgt, daß ein Farbstoff sehr wohl durch das Protoplasma diffundieren kann, ohne daß er deshalb in der Vakuole sichtbar werden muß. Tatsächlich fand aber PFEFFER bei Verwendung von Methylenblau ($^1/_{100000}$) nach kurzer Zeit in den Wurzelhaaren von Trianea deutlich blau gefärbten Zellsaft, während bei Spirogyra blaue, körnige Massen als Ausscheidungen in der Vakuole auftraten. Es muß also nicht nur eine Diffusion durch das Plasma stattgefunden haben, es muß auch eine S p e i c h e r u n g in der Vakuole erfolgt sein. Diese kommt dadurch zustande, daß der hereintretende Körper in einer Weise verändert wird, daß er nicht mehr herausdringen kann, und daß er zugleich für nachwirkenden Farbstoff Platz schafft. Damit lernen wir aber eine Erscheinung von weiter Verbreitung kennen, die bei der Stoffaufnahme der Pflanze von großer Wichtigkeit ist. Auf dem Weg der Diffusion kann im Zellsaft eine Ansammlung eines gebotenen Stoffes im besten Fall in der gleichen Konzentration erfolgen, wie sie der Stoff außerhalb hat; da aber die meisten, der Pflanze in der Natur zu Gebote stehenden Lösungen recht verdünnte sind, so kann durch Diffusion a l l e i n nur eine sehr geringe Stoffmenge ins Innere der Pflanze gelangen; wenn aber im Innern der Zelle die eintretenden Stoffe fortgesetzt in eine unlösliche oder wenigstens in eine veränderte und nicht diffundierende Form gebracht werden, dann geht die Stoffeinwanderung immer fort.

Es kommen demnach der Zelle Fähigkeiten zu, die für das Leben der Pflanze von fundamentaler Bedeutung sind: sie nimmt die Stoffe nicht so, wie sie ihr geboten werden, unterschiedslos auf, sondern sie vermag qualitativ und quantitativ zu wählen. So kann es kommen, daß ein in der Natur weit verbreiteter Körper in der Zelle ganz fehlt, weil er nicht diosmiert, während ein anderer, seltener Körper sehr stark in ihr gespeichert wird. Nur in wenigen Fällen kennen wir die Ursache der Speicherung genauer, so z. B. bei der Lemna-

wurzelzelle, die Methylenblau aufgenommen hat. Es hat sich hier der Farbstoff mit Gerbstoff verbunden und das gerbsaure Methylenblau kann das Protoplasma weder in der Richtung nach außen, noch in der nach innen durchwandern. In der Tat tritt keine Aufnahme und keine Speicherung ein, wenn man die Zelle statt in Methylenblau in gerbsaures Methylenblau bringt. Andererseits diosmiert das in der Zelle entstandene gerbsaure Methylenblau nicht nach außen, wenn man die Zelle in Wasser zurückversetzt; fügt man aber dem Wasser einige Tropfen Zitronensäure zu, so verschwindet die blaue Färbung nach kurzer Zeit, indem sich jetzt gerade der umgekehrte Prozeß geltend macht, wie bei der Speicherung; es dringt zunächst nur sehr wenig Zitronensäure in die Zelle ein und verbindet sich mit dem Methylenblau; durch das Entstehen dieser Verbindung wird Platz für neueintretende Zitronensäure geschaffen, und da diese Verbindung auch imstande ist, das Plasma zu durchwandern, so verschwindet durch Diffusion bald jede blaue Färbung in der Zelle. Nicht immer handelt es sich bei der Speicherung gerade um solche Verbindungen, wie sie eben für Methylenblau und Tannin besprochen wurden, in vielen Fällen sind gewiß noch weniger große, in anderen Fällen aber größere Veränderungen eingetreten. Zu den letzteren rechnen wir z. B. die Bildung unlöslicher und deshalb osmotisch unwirksamer Stärke aus eindringendem Zucker, zu ersteren die oben erwähnten Ausfällungen durch Ammoniumkarbonat, die schon durch einfaches Auswaschen mit Wasser beseitigt werden können. In den meisten Fällen haben wir aber gar keine Kenntnis darüber, wie eine Speicherung im Zellsaft zustande kommt; so, wenn sich z. B. Nitrate oder andere anorganische Salze im Zellsaft in höherer Konzentration ansammeln als in der Außenflüssigkeit; dann ist eine lockere Bindung derselben an irgendwelche andere Stoffe zwar nicht ausgeschlossen, aber doch nicht recht wahrscheinlich. Findet aber eine einseitige Ansammlung *ohne Veränderung* statt, so *können die rein physikalischen Bedingungen der Diffusion*, die wir bisher als selbstverständlich vorausgesetzt haben, *hier nicht gelten*, oder wenigstens nicht allein maßgebend sein. Die osmotischen Studien NATHANSOHNS (1902—1904) haben uns mit einer Reihe von Erscheinungen bekannt gemacht, die nicht rein physikalisch zu deuten sind. NATHANSOHN fand, daß manche Protoplasten für die im Außenmedium gebotenen Salze permeabel sind, daß diese aber trotzdem nicht so lange eindringen, bis innen und außen gleiche Konzentration herrscht, sondern daß Stillstand in der Diosmose eintritt, sobald die Innenkonzentration einen bestimmten Bruchteil der Außenkonzentration beträgt. Wird nun die Außenlösung konzentrierter, so erfolgt erneutes Eindringen, wird sie verdünnter, so exosmiert das Salz so lange, bis wieder das bestimmte Verhältnis zwischen Innen- und Außenlösung hergestellt ist. Unter diesen Umständen muß es demnach sehr wohl möglich sein, mit einem Stoff dauernde Plasmolyse zu erzielen, obwohl er in die Zelle eindringt. So dürfte sich der Widerspruch lösen, den man bisher darin fand, daß alle Nährstoffe (Salze, Zucker etc.), die notwendigerweise ins Zellinnere gelangen müssen, dennoch plasmolytisch wirken. Es wäre sehr erwünscht, wenn die Beobachtungen NATHANSOHNS durch weitere Untersuchungen Bestätigung fänden.

Es sei an dieser Stelle noch hervorgehoben, daß sich nicht alle für ze nötigen Stoffe so verhalten wie Salze und Zucker.

Insbesondere für die notwendigen Gase, Sauerstoff und Kohlensäure, läßt sich leicht ein Eindringen in das Plasma nachweisen (J. K. GOEBEL 1903). Auch für N und H ist das Protoplasma permeabel, wie aus zahllosen Erfahrungen hervorgeht. Wenn aber manche niedere Organismen „Gasvakuolen“ besitzen, so dürfte das Protoplasma an dieser Stelle für die betreffenden Gase undurchlässig sein.

Durch scharfsinnige Ueberlegungen, die wir hier nicht mitteilen können, hat PFEFFER gezeigt, daß die Permeabilität des Protoplasmas nicht vom Gesamtprotoplasten abhängt, sondern nur von einer sehr dünnen, mikroskopisch nicht nachweisbaren Schicht, die man Plasmahaut nennen kann. Eine äußere Plasmahaut entscheidet darüber, welche Körper in das Protoplasma aufgenommen werden, eine innere, welche in die Vakuole eindringen können. Diese beiden Häute brauchen nicht die gleichen Eigenschaften zu haben; es kann also demnach ein Körper reichlich ins Plasma eindringen und doch, weil er die innere Plasmahaut nicht durchsetzen kann, dauernde Plasmolyse erzielen; so scheint sich in manchen Versuchen, auf die wir später zurückkommen, der Zucker zu verhalten.

Nun finden sich ferner in einer Zelle nicht selten mehrere Vakuolen mit verschiedenem Inhalt und diese haben aller Wahrscheinlichkeit nach Plasmahäute verschiedener Permeabilität. Die Organisation einer Zelle muß, wie HOFMEISTER (1901) ausgeführt hat, dahin wirken, die höchst verschiedenen chemischen Produkte auseinanderzuhalten, und dazu dienen gerade die Plasmahäute; wenn diese dann unter Umständen ihre Eigenschaften ändern, dann werden zuvor getrennte Körper miteinander in Berührung und zur Reaktion kommen. Es muß demnach die Veränderlichkeit der Plasmahäute eine fundamentale Rolle im Leben der Zelle spielen.

Wir wollen uns jetzt noch die Frage vorlegen, worauf die ungleiche Permeabilität des Protoplasmas für verschiedene Substanzen beruht. OVERTON (1895—1900) hat in mehreren Arbeiten den Versuch gemacht, die Stoffaufnahme in das Plasma auf das Prinzip der „auswählenden Löslichkeit“ zurückzuführen: nur solche Stoffe vermögen ins Innere der Zelle einzudringen, die in der Hautschicht des Plasmas löslich sind. Nun ergaben die Studien OVERTONS, daß am schnellsten diejenigen Substanzen eindringen, die, wie z. B. Alkohol, Aether, Chloroform, Chloralhydrat (vollständige Aufzählung bei OVERTON 1899), durch ihre Leichtlöslichkeit in fetten Oelen ausgezeichnet sind. Da aber aus mehreren Gründen nicht angenommen werden kann, die Hautschicht bestände aus Oel, so stellt OVERTON die Hypothese auf, ihr maßgebender Bestandteil sei Cholesterin. In der Tat zeigte sich, daß die Löslichkeit in Cholesterin noch viel besser als die in Oel mit der Aufnahme in das Protoplasma übereinstimmt, besonders bei den Anilinfarben. Es kommt dazu, daß nach OVERTON (1899) durch eine Cholesterinhaut ebensogut die Aufnahme von fettem Oel (Vorl. 13) und von Xylol verständlich würde, wie die von Wasser. Cholesterin vermag in der Tat Wasser aufzunehmen; NATHANSOHN (1904) hat aber gezeigt, daß das Lösungsvermögen des Cholesterins durch Wasseraufnahme völlig verändert wird. Aus diesem und auch aus anderen Gründen (vgl. PFEFFER, Phys. 2, 342 Anm.) verwirft NATHANSOHN die Annahme einer homogenen Hautschicht und vermutet, daß eine Art von Mosaik, abwechselnd zusammengesetzt aus Cholesterin und lebenden Plasmateilen, die Peripherie

des Plasmas einnehme. In ihr würden die Cholesterinmoleküle dann die Durchlässigkeit für die fettlöslichen Stoffe bedingen, der Durchtritt von Wasser, Salzen und etwa noch den atmosphärischen Gasen O, N, CO_2 würde durch die Protoplasmateile erfolgen und von diesen auch in der oben erwähnten Art reguliert werden. Mit dieser Annahme lassen sich wohl alle beobachteten Differenzen in der Permeabilität des Protoplasmas in Einklang bringen. Zunächst bestehen ja spezifische Differenzen: Bakterien und Kyanophyceen lassen zahlreiche Stoffe leicht diosmieren, für die das Protoplasma anderer Pflanzen nicht permeabel ist; Penicillium läßt Kupfersalze nicht eindringen, die bei der Mehrzahl der Pflanzen leicht aufgenommen werden: Beggiatoa nimmt Schwefelwasserstoff auf, der in gewisse, neben ihr lebende Algen nicht einzudringen vermag. Daneben treten Veränderungen am einzelnen Individuum auf, die durch äußere Bedingungen oder innere Umwandlungen veranlaßt sind. Vielfach dürften in unseren Versuchen die Eigenschaften der Plasmahaut keine ganz natürlichen sein: es könnten z. B. durch Berührung des Protoplasmas mit einer Salzlösung oder selbst mit Wasser Niederschlagsmembranen entstehen, und wir würden dann deren Eigentümlichkeiten und nicht die der natürlich vorkommenden Plasmahäute studieren. (BERTHOLD 1886, S. 152; PFEFFER Phys. 2, 342 Anm.). So ist es z. B. zweifelhaft, ob bei dem oben (vgl. S. 18) erwähnten Versuch von DE VRIES, der die Impermeabilität des Protoplasmas für Zucker bei den Rüben beweisen soll, völlig natürliche Plasmahäute vorlagen, oder solche, die durch Wasser oder durch Sauerstoffmangel verändert oder neu gebildet waren; es hat sich nämlich gezeigt, daß bei geeigneten Versuchsbedingungen Zucker aus derartigen Reservestoffbehältern sehr leicht exosmiert (WÄCHTER 1905).

Wenn wir hier von einer neugebildeten Plasmahaut reden, die an Stelle der alten entsteht, so dürfen wir nicht unterlassen, hervorzuheben, daß eine solche Neubildung aus beliebigen Stellen des Protoplasmas vielfach nachgewiesen ist. Sie tritt z. B. bei Vaucheria an jedem Protoplasmateilchen auf, das aus einer Wunde ausgeströmt ist und sich zur Kugel abrundet, sie läßt sich auch an jeder Schnittwunde durch ein Myxomycetenplasmodium sowie auch im Innern eines solchen Plasmodiums nach Einführung löslicher Fremdkörper (z. B. Asparagin, PFEFFER 1890) betrachten.

Zum Schluß bemerken wir noch, daß Exosmose und Endosmose nicht nur von den Eigenschaften des Protoplasmas abhängt, sondern daß auch die Zellhaut manchmal eine Impermeabilität für gewisse Stoffe bedingen kann, nämlich dann, wenn sie verkorkt ist (man vgl. KRÖMER 1903). Da nun eine Verkorkung nach Verwundung eventuell schon nach wenigen Stunden eintreten kann (APPEL 1906), so wäre möglicherweise die mangelnde Exosmose des Zuckers in dem Rübenversuch von DE VRIES (vgl. S. 18) durch eine solche Korkbildung verursacht.

Blicken wir zurück, so müssen wir vor allen Dingen darauf aufmerksam machen, daß durch die neueren Studien der Widerspruch gelöst worden ist, der früher zwischen den Ergebnissen der Plasmolyse und den Erfahrungen über den Nährstoffbedarf bestand. Man sah, daß die Pflanze eine Reihe von Stoffen aus dem Boden aufnimmt, [illegible] denen die Plasmolyse aussagte, sie könnten das Protoplas[illegible] rchdringen. Wir wissen jetzt, daß fast alle Körper

durch das Protoplasma diosmieren können, daß dieses aber durch Veränderung seiner Eigenschaften den Stoffaustausch reguliert. Durch diese Erkenntnis sind wir freilich gezwungen, den Stoffaustausch als eine komplizierte Lebenserscheinung aufzufassen und nicht wie früher als einfachen physikalischen Vorgang.

Vorlesung 3.

Die Wasseraufnahme.

Wir verlassen jetzt die einfachen Verhältnisse der einzelnen Zelle, die, allseitig von Wasser umgeben, nur dieses selbst und die in ihm gelösten Gase oder festen Körper nach Maßgabe der Permeabilität des Protoplasmas in ihr Inneres aufnehmen kann und fragen nach der Stoffaufnahme bei komplizierter gebauten Pflanzen. Handelt es sich etwa um einen Zellkörper, wie wir ihn bei höheren Algen (Florideen, Fucaceen) antreffen, oder um eine untergetaucht lebende, schwimmende Phanerogame (z. B. Lemna trisulca), so haben diese Pflanzen eine ganze Reihe von Zellen, nämlich alle oberflächlich gelegenen, die in Bezug auf Stoffaufnahme aus der Außenwelt keine Differenz gegenüber der bisher besprochenen freilebenden Einzelzelle aufweisen. Neben Oberflächenzellen finden wir da aber auch „Binnenzellen“ und man könnte glauben, sie seien von einem direkten Verkehr mit dem Außenmedium abgeschlossen, es könnten zu ihnen nur solche Stoffe eindringen, die von den mehr peripher gelegenen Zellen aufgenommen worden sind. Dann würde also über das Eindringen von Stoffen in diese Binnenzellen in erster Linie die Hautschicht der Oberflächenzellen entscheiden. Es brauchten aber nicht alle Stoffe, die von den peripheren Zellen aufgenommen werden, notwendig auch in die inneren einzudringen. Tatsächlich haben aber die Binnenzellen doch auch die Möglichkeit eines direkten Verkehrs mit dem Außenmedium, denn sie sind mit diesem durch die Zellwände verbunden, in welchen ja im allgemeinen alle in Betracht kommenden Stoffe, vor allem das Wasser selbst, sich bewegen können.

Im Prinzip gilt nun aber das gleiche auch für die Landpflanze und man könnte sagen, daß eine Zelle in der höchsten Knospe oder dem höchststehenden Blatte eines Eichbaumes durch Zellmembranen mit der wässerigen Lösung im Erdboden, in den die Wurzel sich einsenkt, in direkter Verbindung stehe, wenn auch zwischen ihr und den Wurzelenden Tausende oder Millionen von Zellen liegen. In der Praxis aber ist dieser Fall total verschieden von dem vorigen, denn die weiteren Erörterungen werden zeigen, daß ein für die Pflanze in Betracht kommender Stoffaustausch auf diese Weise wegen der enormen Entfernung unmöglich wird. So stellen wir also der Stoffaufnahme der untergetauchten Einzelzelle die der Landpflanze als einen zweiten Typus gegenüber. Und da bedarf es nicht erst physiologischer Untersuchungen, um einzusehen, daß bei der Landpflanze die beiden auch vom Laien unterschiedenen Teile, die

im Boden lebende Wurzel und der nur in der Luft gedeihende beblätterte Sproß, in Bezug auf Nahrungsaufnahme sich wesentlich verschieden verhalten. Die Wurzel nimmt das im Boden vorhandene Wasser und die in ihm gelösten Stoffe auf, sie schließt sich also an die bisher besprochenen Verhältnisse an; der Sproß aber nimmt wesentlich gasförmige Körper aus der Atmosphäre auf. So ergibt sich naturgemäß für das Folgende eine getrennte Behandlung der aus dem Boden und der aus der Atmosphäre stammenden Bestandteile der höheren Pflanze.

Aus dem Boden nimmt die Pflanze vor allen Dingen Wasser auf, dessen Unentbehrlichkeit für alle Organismen, für die Vegetabilien im speziellen, bekannt und begreiflich ist. Wenn wir auch ganz davon absehen, daß die Elementarstoffe, die das Wasser zusammensetzen, der Sauerstoff und der Wasserstoff in Verbindung mit dem Kohlenstoff, die wichtigsten Bausteine für organische Verbindungen bilden, wenn wir nur das Wasser als solches in Betracht ziehen, so leuchtet seine Unentbehrlichkeit ein, weil es ein normaler Bestandteil einer jeden Zellmembran ist, die ja in der lebenstätigen Pflanze nie anders als mit Imbibitionswasser durchtränkt gefunden wird, weil zweitens auch das Protoplasma in der lebenstätigen Pflanze stets nur in wasserdurchtränktem Zustand vorkommt, endlich, weil die Vakuole, die nicht selten den größten Raum in der Zelle einnimmt, ihrer Hauptmasse nach aus Wasser besteht. Dementsprechend weist ja auch, wie (S. 7) schon hervorgehoben, die chemische Analyse einen ganz beträchtlichen Wassergehalt selbst noch in solchen Pflanzenteilen nach, die man als wasserarme bezeichnen muß. Ginge nun die Pflanze mit dem einmal aufgenommenen Wasser in ähnlicher Weise sparsam um, wie mit dem Stickstoff (Vorl. 11), so würde eine Neuaufnahme nur in dem Maße notwendig werden, als neue Glieder an dem Körper der Pflanze sich bilden. Von einer solchen Sparsamkeit kann nun aber schlechterdings nicht die Rede sein; im Gegenteil — die Pflanze geht, wenigstens unter Umständen, mit dem Wasser höchst verschwenderisch um, sie sendet ungeheure Mengen dieses Stoffes, den sie unter Aufwand von Energie mit der Wurzel der Erde entrissen hat, aus ihren Blättern in Dampfform wieder an die Atmosphäre. So gibt nach Haberlandt (1877) im Laufe eines Sommers eine Maispflanze 14 kg, eine Hanfpflanze 27 kg, eine Sonnenblume 66 kg Wasser, also das Mehrfache ihres Körpergewichts, an die Luft ab. Das sind alles kleine Pflanzen: wie groß muß also die Menge des von einem Baum abgegebenen Wassers sein! Wir verdanken v. Höhnel (1879) über diese Frage sehr sorgfältige Berechnungen, als deren Ergebnis die folgenden Zahlen angeführt werden können: Eine große Birke mit 200000 Blättern gibt im Laufe des Sommers 7000 kg, am einzelnen Tag 38 kg Wasser ab. Eine 110-jährige Buche verdunstet rund 9000 kg im Sommer, und wenn etwa 400 solche Bäume auf einem Hektar stehen, so würde ein Wald von dieser Größe 3600000 kg Wasserdampf abgeben. Können auch diese Zahlen keinen Anspruch auf große Genauigkeit erheben, so lehren sie uns doch wenigstens die Größenordnungen kennen, um die es sich da handelt.

Wir haben also zunächst zu untersuchen, wie es der Pflanze möglich wird, so gewaltige Wassermengen dem Boden zu entnehmen; [illegible]ehen wir dann die Betrachtung der Abgabe des Wassers durch

die Blätter, und da die aufnehmenden von den wasserabgebenden Teilen räumlich weit getrennt sind, so wird, um ein vollständiges Bild von der Wasserbewegung in der Landpflanze zu geben, auch die Leitung des Wassers zu besprechen sein.

Der Boden, aus dem die normale Landpflanze ihren ganzen Wasserbedarf deckt, besteht aus einem Gemisch von Gesteinstrümmern und Resten von Organismen (Humus). Die einzelnen Bestandteile sind von sehr verschiedener Größe und lagern bald locker, bald fester aneinander, immer aber so, daß Zwischenräume entstehen, die wir zunächst als von Luft erfüllt annehmen wollen. Fällt nun auf einen solchen Boden Regen oder kommt aus anderen Gründen Wasser auf ihn, so kann dieses die Luft vollständig verdrängen und alle Räume zwischen den festen Partikeln vollkommen erfüllen. Ist der Untergrund für Wasser nicht durchlässig, besteht er z. B. aus Ton, so bleibt dieser Zustand erhalten und es entsteht ein Sumpfboden, der ebenso sehr durch seinen Wasserreichtum wie durch den Luftmangel charakterisiert wird. Der Wasserreichtum muß die Pflanze in den Stand setzen, ihren Wasserbedarf mit Leichtigkeit zu decken, und man sollte deshalb glauben, ein derartiger Boden biete den Pflanzen eine ausgezeichnete Wohnstätte. Die Erfahrung lehrt aber das Gegenteil. Nur gewisse Pflanzen und gerade von den Kulturpflanzen nur wenige (z. B. der Reis) vermögen im Sumpfboden zu gedeihen oder verlangen ihn gar, während die Mehrzahl unserer Nutzpflanzen bei diesem Wasserüberfluß zu Grunde geht und nur bei mittlerem Wassergehalt des Bodens gut gedeiht (Wollny 1897). Die Ursache liegt natürlich nicht in dem Zuviel an Wasser, sondern in Nebenumständen. Man hat vielfach an eine Giftwirkung der im Sumpfboden faulenden Stoffe gedacht, doch haben sich bisher keine sicheren Beweise für diese Ansicht erbringen lassen (Wacker 1898). So bleibt nur übrig, den Mangel an Sauerstoff für die Schädigungen, die der Sumpfboden den Landpflanzen zufügt, verantwortlich zu machen. Zwar kann man auf die Erfolge der Wasserkultur hinweisen und sagen, daß sehr viele Landpflanzen ihr Wurzelsystem in der wässerigen Lösung einiger Salze ganz normal zur Entwicklung zu bringen vermögen (Vorl. 7), und unter diesen Umständen steht demselben ja nur der in Wasser gelöste Sauerstoff, also bei weitem weniger als im gut durchlüfteten Erdboden, zur Verfügung. Immerhin findet aber die Wurzel in der Wasserkultur noch freien Sauerstoff, während im Sumpfboden gewiß oft auch die kleinsten Spuren dieses Stoffes aufgezehrt sind. Diesen Nachteil ihres Substrates überwinden aber die Sumpfpflanzen durch Ausbildung reicher Interzellularen, die eine Luftzuleitung von oben ermöglichen, manchmal auch durch Ausbildung besonderer Atmungswurzeln, die aus dem Substrat hervorragen (Göbel 1886, 1887, Jost 1887, Karsten 1892).

Fassen wir nun einen anderen Fall ins Auge: der Untergrund des Bodens sei für Wasser durchlässig. Dann wird das in die oberen Bodenschichten eingedrungene Wasser zum Teil rasch nach unten ablaufen und in die größeren Lücken des Bodens wird wieder Luft treten. Es fließt aber niemals alles Wasser auf diese Art ab, ein Teil bleibt in dünner Schicht den Bodenpartikelchen adhärierend zurück, ein anderer sammelt sich in den kleineren Spalten und Lücken und wird da kapillar festgehalten. Die Menge des so im Boden verbleibenden Wassers, bezogen auf die Volumeinheit des Bodens, nennt

man dessen Wasserkapazität: diese schwankt nach der Bodenbeschaffenheit, vor allem nach der Zahl und Größe der zwischen den Bodenteilchen übrig bleibenden Räume innerhalb weiter Grenzen, ist aber doch immer recht ansehnlich. Einige Zahlen mögen das illustrieren:

Wasserkapazität verschiedener Böden (nach AD. MAYER, Agrik. Chem., II. 1. 154)	Vol.-Proz.	Wasserkapazität von Quarzböden (nach WOLLNY in RAMANN, Bodenkunde, S. 67) Korngröße	Vol.-Proz.
Humusboden	55	1—2 mm	3,66
Tonboden	53	0,25—0,50 „	4,38
feiner Sandboden	39	0,11—0,17 „	6,08
grober „	16	0,01—0,07 „	35,50

Solche Wassermengen birgt der Boden nur unmittelbar nach einer Anfeuchtung: durch Verdunstung verliert er sie teilweise wieder. Die Pflanzen sind häufig gerade in der Vegetationszeit, wo sie am meisten Wasser bedürfen, genötigt, dies aus einem relativ trockenen Boden zu entnehmen, und dazu bedürfen sie eines weitverzweigten Wurzelsystems mit möglichst großer wasserabsorbierender Oberfläche.

Die Wichtigkeit der Wurzel für die Gewinnung des Wassers wird schon durch das Verhalten der Keimpflanze demonstriert, die meist lange vor Entfaltung von Blättern die Hauptwurzel in den Boden treibt: Wasser ist ja der Stoff, den der Keimling in erster Linie nötig hat, da alle anderen Nährstoffe in reichlicher Menge in den Kotyledonen oder dem Endosperm enthalten sind. In vielen Fällen bleibt diese vom Keimling entwickelte Hauptwurzel viele Jahre lang, oder so lange die Pflanze überhaupt existiert, am Leben, wächst dabei sehr bedeutend in die Länge und erreicht, wenn die Beschaffenheit des Bodens dies gestattet, große Tiefen. Insbesondere bei manchen Wüstenpflanzen sollen Pfahlwurzeln von enormer Länge auftreten, und nur durch solche kann das in tiefen Erdschichten vorhandene Wasser für diese Pflanzen nutzbar gemacht werden (VOLKENS 1887, LIVINGSTON 1906). Meist bleibt die Hauptwurzel nicht allein tätig, sondern es entspringen an ihr in akropetaler Reihenfolge Seitenwurzeln. Bei einer ganzen Reihe von Pflanzen, z. B. bei Vicia Faba (nach HELLRIEGEL 1883), wächst auch nach dem Erscheinen der Seitenwurzeln die Hauptwurzel mit ungeschwächter Kraft, und die Größenverhältnisse der Seitenwurzeln entsprechen annähernd ihrem Alter: es sind die der Wurzelspitze benachbarten am kürzesten, die von ihr entferntesten am längsten, und die Enden aller liegen ungefähr in der Fläche eines Kegels, dessen Spitze mit der Wurzelspitze zusammenfällt. Einen anderen Typus der Bewurzelung besitzt die gelbe Lupine: Bei ihr sind die Seitenwurzeln viel spärlicher und unregelmäßiger, und vor allen Dingen treten sie erst in ziemlicher Tiefe unter der Bodenoberfläche auf; auch bleiben die älteren rasch im Wachstum zurück. Einen dritten Typus endlich erhalten wir, wenn bei gleichem Anfang wie bisher, späterhin die Pfahlwurzel zunächst ihre dominierende Stellung aufgibt, dann wohl auch ganz aufhört zu wachsen und schließlich abstirbt. Auf diesen, besonders bei Bäumen häufigen Fall, kommen wir alsbald zurück; zuvor sei nur noch bemerkt, daß in einem vierten Typus die Hauptwurzel von vornherein fehlt und ersetzt ist durch ein ganzes Büschel von untereinander gleichwertigen Seitenwurzeln, die aus Stammorganen hervorbrechen; als Beispiel mögen die Gräser und Zwiebelpflanzen angeführt sein. Eingehende Schilderungen des Wr[illegible]stems krautiger Pflanzen, über welche bisher nur sehr spär-

liche Angaben vorlagen, verdanken wir FREIDENFELT (1902), auf dessen Arbeit hiermit verwiesen sei.

Die Bewurzelung der Bäume bietet aus zwei Gründen ein besonderes Interesse dar. Einmal weil sie so viele Jahre hindurch fortwächst, dann weil der enorme Wasserverbrauch der Laubkrone besondere Ansprüche an die Leistungsfähigkeit der Wurzel stellt. Dank den mühevollen Untersuchungen NOBBEs können wir uns über die Entstehung des Wurzelsystems der Fichte, Tanne und Kiefer ein ziemlich gutes Bild machen. NOBBE (1875) kultivierte Sämlinge dieser Pflanzen während eines Sommers in großen, mit Sand gefüllten Glastöpfen und stellte im Herbst an den abgespülten Wurzelsystemen umfassende Zählungen und Messungen an, von denen nachstehend einige in Tabellenform mitgeteilt sind.

	Anzahl der Wurzeln			Länge aller Wurzeln in mm		
	Tanne	Fichte	Kiefer	Tanne	Fichte	Kiefer
1. Ordnung (Hauptwurzel)	1	1	1	300,0	290	873
2. „	48	85	404	636,0	1333,5	4 438,5
3. „	85	162	1955	56,0	312,5	5 491,5
4. „	0	5	749	0	5,0	1 143,5
5. „	0	0	26	0	0	41,5
Summe	134	253	3135	992	1941	11 988
Verhältnis	1	2	24	1	2	12

Die drei einjährigen, unter gleichen Bedingungen erwachsenen Pflänzchen haben also sowohl bezüglich der Zahl der Auszweigungen, wie auch bezüglich der Länge des Gesamtwurzelsystems höchst auffallende Differenzen ergeben. Die Summe aller Wurzeln ist in runden Zahlen bei der Tanne 1, bei der Fichte 2, bei der Kiefer 12 m lang. Berechnet man die Wurzeloberfläche, so stellt diese ein Quadrat von

49,52	64,33	142,23
(Tanne)	(Fichte)	(Kiefer)

mm Seitenlänge dar. Also auch in dieser Hinsicht steht die Kiefer der Tanne und Fichte weit voran. Die Bodenmasse, die bei ihr von Wurzeln durchsetzt wird, ist nach NOBBE ein Kegel von 80—90 cm Tiefe und einer Grundfläche von 2000 qcm. Teilt man diesen Raum in Abschnitte von je 10 cm Höhe, so finden sich im obersten 1548, in den folgenden 217, 446, 366, 121 und 38 Seitenwurzeln. Die Kiefer durchzieht also eine sehr große Bodenmasse sehr reichlich mit Wurzelwerk; da sie auf diese Weise den Boden besser auszunutzen vermag, so gedeiht sie auch noch auf ungünstigem Terrain; ihre angebliche Anspruchslosigkeit stellt sich demnach vielmehr als eine große Ausnutzungsfähigkeit heraus. — Das Verhalten in späteren Jahren weicht nun vom Keimlingsstadium sehr beträchtlich ab. Die starke Häufung der Seitenwurzeln in der Nähe des Bodens beim Kiefernkeimling deutet schon an, daß späterhin die Hauptwurzel im Wachstum zurückbleibt und ein weithin, fast horizontal sich ausbreitendes Wurzelsystem entsteht; doch bleibt die Pfahlwurzel erhalten. Die Fichte geht zwar anfangs tief in den Boden, aber ihre Pfahlwurzel bleibt vom 5. Jahre an stark zurück, so daß der Baum später ganz

flachwurzelig wird. Nur die Tanne bleibt ein tiefwurzelnder Baum mit dominierender Hauptwurzel. — Fügen wir noch ein Beispiel aus den Laubhölzern hinzu. Die Rotbuche treibt nach HARTIG (zit. nach C. KRAUS 1892) in den ersten Jahren eine einfache Pfahlwurzel mit wenig Seitenwurzeln. Schon vom 3. Jahre an gewinnen die höchststehenden unter diesen einen kräftigeren Wuchs und bilden in der Nähe der Oberfläche des Bodens ein reich verzweigtes Wurzelsystem. Im 5. bis 6. Jahre hört das Längenwachstum der zu höchstens $^1/_2$ m Länge herangewachsenen Pfahlwurzel von selbst für immer auf, nur die Seitenwurzeln wachsen fort. Bis zum 30. Jahre sind es 2, seltener 3 der tieferen Seitenwurzeln, welche sich vorzugsweise entwickeln, schräg in die Bodentiefe eindringend. Vom 30. Jahre an bleiben auch diese Wurzeln gegen die höherstehenden, flach unter der Erdoberfläche verlaufenden zurück, und diese bilden dann den Hauptbestandteil des Wurzelsystems. Im Haubarkeitsalter ist daher die Wurzelmasse im Verhältnis zu ihrer horizontalen Ausdehnung ungewöhnlich flach, höchstens etwa 60 cm tief.

Seit HALES (1748) hat man vielfach Bestimmungen über die Größe des Wurzelsystems verschiedener Pflanzen, sowie über die von ihm beherrschte Bodenmasse vorgenommen. So wird die Gesamtlänge aller Wurzeln 1-jähriger Getreidepflanzen auf 500—600 m angegeben (NOBBE 1872), die eines großen Kürbisses auf 25 Kilometer (SACHS, Vorl. S. 19). SCHUHMACHER (1867) hat das Gewicht des gesamten Wurzelsystems bei einigen Kulturpflanzen ermittelt. SACHS hat (Vorl. S. 19) den Raum, der von den Wurzeln einer Sonnenblume eingenommen wird, auf 1 cbm geschätzt, und daraus wird man schließen dürfen, daß große Bäume Hunderte von Kubikmetern mit ihrem Wurzelwerk durchziehen. Aber alle diese Angaben sind physiologisch nicht recht brauchbar, denn es ist bekannt, daß nicht alle Wurzeln die gleiche Funktion haben. Bei perennierenden Wurzelsystemen unterscheidet man zwischen Trieb- und Saugwurzeln. Die ersteren sind die bleibenden Teile des Wurzelsystems, sie sind bald auf ihrer Oberfläche mit Kork bedeckt und kommen dann für die Wasseraufnahme gar nicht mehr in Betracht; sie dienen aber zur Befestigung der Pflanze im Boden und als Träger der Saugwurzeln. Die letzteren sind dünn und bleiben dünn und gehen nach einiger Zeit wieder zugrunde. Sie sind es, welche die Wasseraufnahme der Pflanze vermitteln, aber auch bei ihnen dient nicht die ganze Oberfläche diesem Zweck, sondern nur die äußerste Spitze, soweit sie mit Wurzelhaaren besetzt ist oder solche noch nicht (KNY 1898) trägt. Wie BÜSGEN (1905) gezeigt hat, gibt es bei den Bäumen verschiedene Typen der Saugwurzelbildung. Der eine (z. B. Esche) hat lange, aber spärlich verzweigte Saugwurzeln, die keinen Unterschied in der Dicke aufweisen, einerlei ob sie Mutter- oder Tochterwurzeln sind; sie durchwuchern große Bodenmassen, nutzen diese aber unvollkommen aus, weil die aufnehmenden Spitzen relativ spärlich sind. Beim anderen Typus (z. B. Buche) sind viel reichere Auszweigungen und demnach im gleichen Raum viel mehr aufnehmende Enden vorhanden. Außerdem sind die Seitenwurzeln hier immer dünner als die Mutterwurzeln; sie durchsetzen kleinere Bodenmassen, doch dürften sie diese intensiver ausbeuten.

Bei einigen Wurzeln besorgen gewöhnliche Epidermiszellen die Wasseraufnahme. In der Mehrzahl der Fälle aber erhalten die auf-

nehmenden Zellen schlauchförmige Ausstülpungen der Außenwand, die sog. Wurzelhaare (Fig. 5). Diese erreichen oft eine ziemliche Länge und vergrößern so die aufnehmende Oberfläche ganz beträchtlich. F. Schwarz (1883) hat berechnet, daß die Wurzeloberfläche durch die Ausbildung von Haaren beim Mais $5^1/_2$-fach, bei der Gerste 12-fach und bei Scindapsus gar 18-fach vergrößert wird. An der sich verlängernden Wurzel entstehen Tag für Tag neue Wurzelhaare an der Spitze, basalwärts aber sterben alte ab; die Wurzelhaare haben, wie die Wurzelepidermis überhaupt, nur eine geringe Lebensdauer. Die Stellen nun, die mit abgestorbener Epidermis besetzt sind, dürften schwerlich noch wesentliche Dienste für die Wasseraufnahme leisten,

Fig. 6.

Fig. 5.



Fig. 5. Wurzelspitze der Kresse, im feuchten Raum erwachsen; mit Wurzelhaaren. Schwach vergrößert.

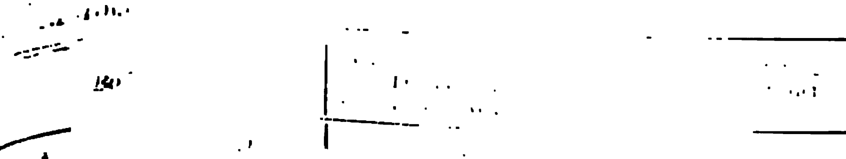
Fig. 6. Wurzelhaar *hh* im Boden. Schematisch. Erklärung der Zeichen im Text. (Nach Sachs, Handbuch, vereinfacht.)

zumal da die angrenzenden Hypodermzellen meist früher oder später verkorken (Krömer 1903); somit müßte man die Oberfläche der Spitzenregion nebst der Vergrößerung, die sie durch die Haare erfährt, in Rechnung ziehen, wenn man einen Maßstab für die Leistungsfähigkeit der Wurzel bekommen wollte. Derartige Schätzungen liegen bisher nicht vor. —

Wenn wir nun fragen, wie das einzelne Wurzelhaar das Wasser aus dem Boden aufnimmt, so bedienen wir uns am besten der Worte von Sachs (Handbuch) und der obenstehenden Figur 6. Sie stellt Oberflächenzellen (*ee*) einer Wurzel vor, von denen eine zu einem Wurzelhaar (*hh*) ausgewachsen ist.

„Die dunkelschraffierten Körper sind mikroskopisch kleine Bodenteilchen, zwischen denen sich die völlig weißen Luftlücken befinden. Jedes Bodenkörnchen ist mit einer dünnen [1]) Wasserschicht umhüllt, die von seinen Flächenkräften festgehalten wird; wo die Anziehungen benachbarter Bodenteile zusammenwirken (an den einspringenden Winkeln), bilden diese sonst dünnen Wasserschichten dickere Ansammlungen; diese Wassersphären sind in der Zeichnung durch ge-

1) In der Figur ist die Dicke der Adhäsionsschichten sehr stark übertrieben; sie sind mikroskopisch nicht nachweisbar.



Es waren also im ersteren Fall 12,3, im zweiten 8 und im dritten 1,5 g Wasser in 100 g Boden verblieben, die für die Pflanze nicht zugänglich waren. Ebensoviel Wasser verbleibt ungefähr dem Boden, wenn er an der Luft austrocknet.

Welches ist nun die Kraft, durch welche das Wurzelhaar die Adhäsion des Wassers an die Bodenpartikelchen zu überwinden vermag? Nach den Kenntnissen, die wir über die osmotischen Eigenschaften der Einzelzelle gewonnen haben, werden wir keinen Augenblick daran zweifeln, daß diese Kraft eine osmotische ist. In der Tat läßt sich mit Hilfe der Plasmolyse leicht ein osmotischer Druck in den Wurzelhaaren nachweisen. Durch ihn wird, wie wir gesehen haben, die Zellwand so lange gedehnt, bis ihre elastische Kraft dem Turgordruck gleichkommt; in den durch die Dehnung der Wand vergrößerten Raum der Zelle aber wird Wasser eingesogen wie durch eine Saugpumpe. Der Zellsaft wird dabei zunächst dem Protoplasma Wasser entziehen; dieses sucht vermöge seiner Quellungskraft neues Wasser zu gewinnen und entzieht es der Membran; dann muß also in der Membran weniger Wasser enthalten sein, als ihrer Quellungsfähigkeit entspricht, und dementsprechend saugt sie das Adhäsionswasser auf, von dem wir oben gesprochen haben.

Wenn nun das Wurzelhaar das Wasser, das es osmotisch aufnimmt, behält, dann muß die Wasserbewegung nach einer gewissen Zeit, nach Herstellung des Gleichgewichts, zur Ruhe kommen. Namentlich durch die Transpiration der oberirdischen Teile, doch auch durch andere Vorgänge wird aber bei der normalen Landpflanze der Wurzelepidermis fortgesetzt wieder Wasser entzogen und deshalb dauert der Wassereinstrom in sie immer fort. Findet er in genügender Intensität statt, so daß er den Transpirationsverlust ersetzen kann, so bleibt der Wassergehalt der Pflanze unverändert; mit der Zunahme der Trockenheit im Boden wird aber, wie wir sahen, die Wasseraufnahme sehr erschwert, und dann tritt Welken der Pflanze ein. Doch nicht nur der Wassergehalt des Bodens, auch andere äußere Faktoren beeinflussen die Wasseraufnahme der Wurzel in recht bedeutendem Maße. So ist schon lange bekannt, daß eine niedrige Temperatur von $+4^{\circ}$ bis 2° C gewisse Pflanzen, wie z. B. Tabak und Kürbis zum Welken bringen (SACHS 1860) und bei längerer Einwirkung töten; die niedrige Temperatur wirkt aber sehr häufig nicht direkt, sondern durch Hemmung in der Wasseraufnahme verderblich auf die Pflanze (KIHLMANN 1890). Streng genommen beweist aber das Welken nicht eindeutig eine Verringerung in der Wasseraufnahme, es könnte auch irgendwo in der Leitung eine Störung eingetreten sein; jedenfalls wird man wünschen, die Beeinflussung der Wasseraufnahme durch die Temperatur direkt erwiesen zu sehen. KOSAROFF (1897), dem wir diesbezügliche Versuche verdanken, bediente sich eines einfachen Apparates, der unter dem Namen Potetometer bekannt ist und der uns auch späterhin noch gute Dienste leisten wird. Das Prinzip dieses Apparates wird durch die Figur 7 erläutert. Eine in Wasserkultur (vgl. Vorl. 7) erwachsene Haferpflanze taucht mit ihren Wurzeln in Wasser, das einen Glaszylinder bis oben hin erfüllt. Der Zylinder ist oben durch einen Kork verschlossen, durch den einerseits die Pflanze, andererseits eine Gasröhre luftdicht eingefügt ist. Die Glasröhre endet nach oben in einen Trichter, und sie trägt seitlich eine Kapillare, von der in der Figur nur ein kleines Stück abgebildet wurde. Durch

den Trichter wird das ganze Gefäß und auch die Kapillare mit Wasser gefüllt; darauf wird durch einen Quetschhahn der Kautschukschlauch unterhalb des Trichters geschlossen. Wenn jetzt die Wurzeln der Pflanze Wasser aufnehmen, muß sich das an einem Zurückweichen der Wassersäule in der Kapillare bemerkbar machen. Dieses Zurückweichen aber kann an einer Skala, die hinter der Kapillare angebracht ist, abgelesen werden.

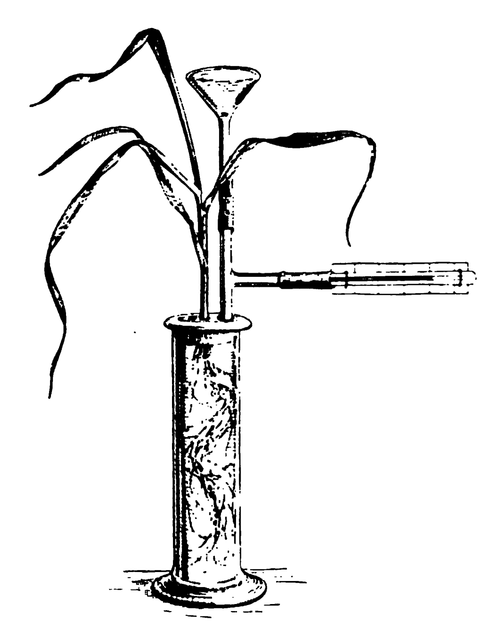


Fig. 7. Potetometer.

Befand sich nun das Wurzelsystem von Phaseolus multiflorus in diesem Apparat bei 20,8 ° C, so konnte KOSAROFF jeweils in 20 Minuten den Meniskus in der Kapillare um 210 mm vorrücken sehen; bei 0° bewegte er sich nur um 140 mm. Aehnlich verliefen andere Versuche. Die bei 0° aufgenommene Wassermenge beträgt nur $^3/_4$ oder $^2/_3$ von der bei ca. 20° C aufgenommenen.

Wie ist das zu erklären? — Wenn wir uns die Transpiration einmal unterbrochen denken, dann wird es immer einer gewissen Zeit bedürfen, bis sich die Wurzelzelle im osmotischen Gleichgewicht befindet, bis sie so viel Wasser aufgenommen hat, als ihrer osmotischen Saugung entspricht. Die Menge, die sie schließlich bei Herstellung des Gleichgewichts aufgenommen haben wird, ist bei 0° und bei 20° praktisch dieselbe[1]); aber die Zeit, die verläuft, bis dieser Zustand hergestellt ist, hängt sehr wesentlich von der Temperatur ab. RYSSELBERGHE (1901) hat durch Beobachtung der Plasmolyse und des Rückganges derselben die Zeit, welche die Wasserbewegung durch das Protoplasma in Anspruch nimmt, für verschiedene Objekte bestimmt und ist dabei zu folgenden Resultaten gekommen:

Temperatur	0°	6°	12°	16°	20°	25°	30°
Geschwindigkeit der Wasserbewegung	1	2	4,5	6	7	7,5	8

Bei 30° ist also die Wasserbewegung 8mal so schnell als bei Null. Das scheint auf den ersten Blick merkwürdig und es stimmt auch nicht überein mit dem Verhalten einer PFEFFERschen osmotischen Zelle; die Ferrocyankupfermembran zeigt bei verschiedenen Temperaturen kein so ungleiches Verhalten. Dennoch denkt RYSSELBERGHE an rein physikalische Ursachen, und er macht z. B. darauf aufmerksam, daß auch Gelatine, je nach der Temperatur, schon recht beträchtliche, aber doch noch immer kleinere Unterschiede als das Protoplasma in

[1]) Tatsächlich ändert sich der osmotische Druck in analoger Weise wie der Gasdruck mit der Temperatur; da diese Aenderung von $^1/_{273}$ pro Grad physiologisch nicht in Betracht kommt, so gehen wir hierauf nicht näher ein.

dem Widerstand zeigt, den sie dem Wasserdurchtritt entgegensetzt. Trotz dieses Hinweises auf die Gelatine scheint es uns wahrscheinlich, daß die Beteiligung des Protoplasmas an der Wasseraufnahme kein so ganz einfacher physikalischer Prozeß ist. Auffallend ist schon, daß zwischen 20 und 30° die Geschwindigkeit des Wasserdurchtrittes nur noch langsam zunimmt; es wäre wünschenswert gewesen, daß RYSSELBERGHE auch höhere Temperaturen in den Kreis seiner Untersuchung gezogen hätte, denn wir werden im Laufe dieser Vorlesungen sehr häufig sehen, daß die Lebenstätigkeit der Pflanze mit dem Steigen der Temperatur an Intensität zunimmt, oberhalb einer gewissen Temperatur aber, die zwischen 30 und 45° zu liegen pflegt, wieder abnimmt. Es kommen gewisse Beobachtungen KOSAROFFS dazu, die unsere Bedenken steigern. Wird durch die Erde gesunder Topfpflanzen ein Strom von Kohlensäure oder von Wasserstoff geschickt, so tritt bald Welken ein, es wird somit die Wasseraufnahme gerade wie durch niedrige Temperatur herabgesetzt; dieser Erfolg ist eventuell schon nach einer Stunde zu bemerken, und in so kurzer Zeit kann eine Abtötung durch Kohlensäure kaum erfolgt sein. Wasserstoff wirkt langsamer; für ihn wissen wir aber ganz bestimmt, daß er an und für sich unschädlich ist und nur durch Verdrängung des Sauerstoffes von Einfluß ist. Es scheint demnach durch diese Versuche erwiesen, daß mit Unterdrückung der Sauerstoffzufuhr zur Wurzel die Wasseraufnahme herabgesetzt wird (vgl. jedoch die Bemerkungen von URSPRUNG 1906, S. 518). Der Sauerstoff aber ist, wie wir später sehen werden, für eine große Reihe von Lebensprozessen ein unentbehrlicher Faktor, während er für die Diffusion von Wasser durch eine tote Membran nicht in Betracht kommen dürfte. So werden wir zu der Vermutung gedrängt, daß die Lebenstätigkeit des Protoplasmas bei der Wasseraufnahme so gut wie bei der Aufnahme gelöster Stoffe (Vorl. 2) eine sehr wesentliche Rolle spielt. Aus der von KOSAROFF festgestellten Tatsache, daß tote Wurzeln weniger Wasser aufnehmen, könnte man das noch nicht schließen, denn mit dem Abtöten werden ja zweifellos auch rein physikalische Aenderungen in der Plasmahaut eintreten.

Biologisch ist es von großem Interesse, daß verschiedene Pflanzen nicht gleichmäßig durch niedere Temperatur in der Wasseraufnahme geschädigt werden; manche können selbst aus gefrorenem Boden noch Wasser aufnehmen (KOSAROFF 1897).

Die Wurzel ist das normale Organ für die Wasseraufnahme unserer gewöhnlichen Landpflanzen, und dementsprechend gehen diese nach der Zerstörung der Wurzel ausnahmslos infolge Wassermangels zugrunde, auch wenn ihre Sprosse durch Regen und Tau häufig benetzt werden. Daraus darf man aber doch nicht den Schluß ziehen, daß den oberirdischen Organen überhaupt die Fähigkeit abgehe, Wasser aufzunehmen. Die Zellen der Blattepidermis z. B. enthalten, so gut wie die der Wurzelepidermis, osmotisch wirksame Stoffe in ihrer Vakuole, sie müssen also auch auf osmotischem Wege Wasser aufnehmen können, wenn nur die Außenwand für Wasser permeabel ist, und wenn nennenswerte Wasseransammlungen nach Regen oder Tau auf dem Blatt stattfinden können. Nicht selten aber bedingt schon Form und Stellung der Blätter (STAHL 1893) ein schnelles Ablaufen des Wassers, rasche Trockenlegung der Blattspreite; ebenso kann nach STAHLS (1897) Untersuchungen durch die Stellung der

Blätter eine Taubildung vermieden oder vermindert werden (vgl. Vorl. 38); schließlich finden sich auch mancherlei anatomische Einrichtungen, so vor allem die Wachsüberzüge, die die Blätter unbenetzbar machen. Das alles sind Vorkommnisse von beschränkter Verbreitung, generell aber unterscheiden sich die oberirdischen Pflanzenteile von den unterirdischen durch die Ausbildung der äußersten Schicht der Zellwand als Kutikula. Diese Kutikula besteht aus einer Substanz, die dem Kork sehr ähnlich ist und die mit ihm die physikalische Eigenschaft teilt, in Wasser wenig quellbar zu sein und dementsprechend auch nur wenig Wasser durchzulassen. Die Wurzelepidermiszellen besitzen dagegen eine Kutikula überhaupt nicht, und ihre Außenwände sind dementsprechend stets gut permeabel für Wasser (KROEMER 1903). Ganz impermeabel für Wasser scheinen aber selbst die schwerbenetzbaren und stark kutikularisierten Membranen der Sukkulenten, z. B. von Sedum Fabaria, nicht zu sein, denn WIESNER (1882) konnte eine Wasseraufnahme experimentell durch Wägung nachweisen, wenn die Blätter dieser Pflanze in Wasser getaucht wurden. Auch zeigt ein alter Versuch (HALES 1748, S. 78), den man leicht ohne weitere Hilfsmittel wiederholen kann, eine Wasseraufnahme durch die Blätter direkt an. Taucht man einen Teil eines abgeschnittenen beblätterten Zweiges in Wasser und läßt die Schnittfläche und die übrigen Blätter an der Luft, so müssen die letzteren fortfahren, zu transpirieren. Bleiben sie trotz der Wasserabgabe eventuell tagelang turgeszent, so beweist das, daß die untergetauchten Blätter so viel Wasser aufnehmen, als die anderen verdunsten. Es wird nun bei einer bestimmten Pflanze ganz von dem Zahlenverhältnis der aufnehmenden zu den abgebenden Blättern abhängen, ob der Versuch glückt oder nicht. WIESNER (1882) tauchte nur die Spitzen von abgeschnittenen Rebenzweigen mit einigen jungen Blättern in Wasser, während mehrere ältere Blätter an der Luft transpirierten. Unter diesen Umständen trat ein überraschender Erfolg ein: die Spitzen der Triebe welkten, obwohl sie im Wasser standen, die an der Luft befindlichen Blätter aber blieben turgeszent. Die älteren Blätter entziehen eben den Zellen der Zweigspitzen Wasser und bringen diese, obwohl sie sich in Wasser befinden, zum Welken. Aus dem Gesagten ergibt sich, daß auch oberirdische Pflanzenteile Wasser aufnehmen können, und es wäre leicht, aus der vorliegenden Literatur noch Beweise dafür anzuführen, daß nicht nur Laubblätter und junge Stengel, sondern auch Knospenschuppen und ältere Zweige, an denen die Kutikula durch den noch weniger permeablen Kork ersetzt ist, Wasser aufnehmen (KNY 1895). Bei unseren gewöhnlichen Landpflanzen ist aber selbst während einer Regenperiode die Menge des so gewonnenen Wassers durchaus unzureichend, um die Transpirationsverluste zu decken, und deshalb ist die Wasseraufnahme durch den Sproß ohne Bedeutung (BURGERSTEIN 1904). Dies gilt sogar für Pflanzen wie Dipsacus, deren verwachsene Blattränder häufig wassererfüllte Behälter bilden (ROSTOCK 1904). — Für Wüstenpflanzen dagegen (VOLKENS 1887, SPALDING 1906) mag die Aufnahme des Taus durch die oberirdischen Organe nicht ohne Bedeutung sein, und in tropischen Gegenden mit großer Niederschlagsmenge, häufigen Regengüssen und größerer Luftfeuchtigkeit existieren zahllose Pflanzen, die mit dem Erdboden gar nicht in Berührung kommen, also Wasser nur aus der Luft aufnehmen können; es sind

das die in den Kronen der Bäume lebenden Epiphyten, deren biologische Eigentümlichkeiten uns besonders durch SCHIMPER (1888) und GOEBEL (1889) in anziehendster Weise geschildert worden sind. Indem wir auf die Werke dieser Forscher verweisen, müssen wir uns hier auf die Anführung einiger weniger Beispiele beschränken. Bei manchen dieser Epiphyten, so bei Araceen und Orchideen, werden lange Luftwurzeln ausgebildet, deren Funktion in der Aufnahme von Wasser aus der Luft besteht. Die Struktur dieser Wurzeln weicht weit ab von derjenigen gewöhnlicher Erdwurzeln; anstatt einer Wurzelhaare produzierenden einschichtigen Epidermis finden wir einen mehrschichtigen Mantel von Zellen, die frühzeitig ihr Protoplasma verloren haben und nun lufterfüllte Hohlräume bilden, die untereinander und mit der Außenwelt durch Poren in Verbindung treten. Trifft Regen auf diese Wurzelhülle, so werden die einzelnen Regentropfen von ihr wie von einem Schwamm aufgesaugt und das Wasser tritt an die Stelle der Luft in die Hohlräume der Zellen; von dort wird es dann weiter an die lebenden Zellen der Wurzelrinde abgegeben. — Bei anderen Epiphyten treten die Wurzeln an Mächtigkeit sehr zurück und dienen nur noch der Befestigung der Pflanze am Substrat; die Wasseraufnahme wird ausschließlich durch die Blätter vermittelt. In höchst auffallender Weise geschieht dies z. B. bei vielen Bromeliaceen. Hier sind die Blätter häufig rosettenförmig angeordnet und umschließen mit ihren Basen einen trichterförmigen Raum, in dem sich wie in einer Zisterne das Regenwasser ansammelt. Haare von eigenartiger Organisation, total verschieden von den Wurzelhaaren, absorbieren dann das im Trichter angesammelte Wasser. SCHIMPER hat exakt nachgewiesen, daß das aus den Trichtern aufgenommene Wasser den Transpirationsverlust bei diesen Pflanzen vollkommen deckt, während ihre Wurzeln nicht imstande sind, Wasser in genügender Menge zu liefern. Dementsprechend haben denn auch solche Formen, die mit besonderen Haftvorrichtungen versehen sind, die Wurzeln ganz verloren. Das berühmteste Beispiel dieser wurzellosen epiphytischen Bromeliaceen ist Tillandsia usneoides, deren lange, graue, schweifförmige Büschel im tropischen und subtropischen Amerika in solchen Massen auftreten, daß sie das Laub der Bäume unsichtbar machen. „Den ersten Ursprung eines Schweifes bildet in der Regel ein einzelner, durch den Wind abgerissener Zweig, der, auf einen anderen Ast gefallen, denselben umwindet und zahlreiche Seitensprosse entwickelt, die sich teilweise wie der Muttersproß verhalten, zum größten Teil jedoch ganz frei in der Luft hängen.“ Die Blätter dieser Tillandsia bilden keinen Sammeltrichter, sie sind überhaupt nicht in einer Rosette angeordnet, sondern sie stehen vereinzelt am Stengel und sind zudem klein und unscheinbar; dafür ist aber die ganze Pflanze mit Haaren bedeckt, wie sie bei anderen Formen an der Blattbasis auftreten, und durch diese nimmt sie ihren ganzen Wasserbedarf auf. (Ueber die Mechanik der Wasseraufnahme vgl. MEZ 1904, STEINBRINCK 1905 und Vorl. 31.) Habituell gleicht ein solcher Epiphyt, wie schon der Speziesname „usneoides“ sagt, gewissen einheimischen von den Bäumen herabhängenden Flechten. Das erinnert uns daran, daß auch in unserem Klima Epiphyten vorkommen, die allerdings fast ganz auf niedrig stehende Pflanzen, Moose und Flechten, beschränkt sind. Was diese Pflanzen vor den höheren voraushaben und was sie befähigt, trockene Jahreszeiten bei uns zu überstehen, das ist nicht

etwa ein besonders sparsames Wirtschaften mit dem einmal aufgenommenen Wasser, sondern die Fähigkeit, das Austrocknen ertragen zu können, eine Fähigkeit, die übrigens keineswegs bloß auf die epiphytischen Formen beschränkt ist. Die Pflanzen können oft so trocken werden, daß man sie pulverisieren kann, und doch haben sie ihre Lebensfähigkeit nicht eingebüßt, beginnen vielmehr, sowie sie vom ersten Regentropfen getroffen werden und diesen begierig aufgesogen haben, zu neuem Leben zu erwachen. Vielleicht gibt es kein besseres Beispiel, die Lebensweise solcher Organismen zu charakterisieren, als die an dem Stein eines Hauses oder auf einem nackten Felsen wachsende Krustenflechte, die oft in Monaten nur für einige Stunden oder Tage die zur Ausführung der Lebensfunktionen nötige Wassermenge erhält und dazwischen von der Sonnenglut ausgedörrt wird. Aber nicht nur die Austrocknungsfähigkeit ist für diese Pflanzen von größter Wichtigkeit, auch ihre Fähigkeit, das nach langer Dürre an sie kommende Wasser sofort aufnehmen zu können, ist von Bedeutung: es bleiben eben ihre Membranen auch im lufttrockenen Zustande leicht benetzbar, sie werden nicht wie der Staub auf unseren Straßen durch den Wasserverlust unfähig, rasch wieder Wasser aufzunehmen. Durch diese Eigenschaften spielen Moose und Flechten eine so enorme Rolle im Haushalte der Natur, indem sie den Regen aufspeichern. So bilden diese Pflanzen lebendige Wasserreservoire, deren Inhalt für lange Zeit anderen Organismen zugute kommen kann. Ohne in Details einzugehen, wollen wir nur noch erwähnen, daß andere Epiphyten, die eine Austrocknung nicht ertragen können, zunächst einmal von allen zeitweise trockenen Standorten ganz ausgeschlossen sind; außerdem müssen sie entweder mit dem Wasservorrat, den sie in Regenzeiten aufgenommen haben, sehr wirtschaften, d. h. sie müssen ihre Transpiration sehr einschränken, oder sie müssen besondere Wasserspeicher ausbilden, wie sie in der Tat durch SCHIMPER und GOEBEL und schon früher durch andere Forscher in reichster Formenmannigfaltigkeit nachgewiesen worden sind.

Vorlesung 4.

Die Transpiration.

Wir kehren jetzt von den Epiphyten wieder zu den gewöhnlichen Landpflanzen zurück, als deren typische Vertreter unsere Bäume und landwirtschaftlichen Kulturpflanzen gelten können. Der Boden liefert ihnen das nötige Wasser und sie nehmen es mit der Wurzel auf. Nun handelt es sich darum, den entgegengesetzten Prozeß, die Abgabe von Wasser durch die Transpiration der oberirdischen Teile, etwas genauer zu studieren. Es wird sich zeigen, daß die Laubblätter, durch ihre Gestalt und ihre Struktur begünstigt, die Hauptorgane der Transpiration sind.

Die Existenz eines solchen Vorganges leuchtet auch ohne besondere Beweise ein, denn wie eine freie Wasseroberfläche, ein mit Wasser vollgesaugter Schwamm oder ein angefeuchteter Erdboden an die nicht dunstgesättigte Atmosphäre Wasserdampf abgeben, so muß es auch ein normalerweise stets reichlich mit Wasser imbibierter Pflanzenkörper tun. Und da unter den in der Natur bestehenden Bedingungen nicht immer für sofortigen Ersatz des verdunsteten Wassers gesorgt ist, so muß ein der Transpiration ausgesetzter Pflanzenteil Schwankungen im Wassergehalt aufweisen. Sie sind oft so bedeutend, daß sie jedermann in die Augen fallen. Wer hätte nicht schon nach einem heißen Julitag Kräuter und selbst Bäume mit welken Blättern und Blüten gesehen? Das Welkwerden ist nichts anderes als die durch Wasserverlust bedingte Aufhebung der osmotischen Dehnung der Zellwände und damit der Straffheit der Gewebe. So lange dieser Wasserverlust gewisse Grenzen nicht überschritten hat, kann durch neuen Wassernachschub wieder normale Turgeszenz hergestellt werden, und so sehen wir nicht selten während der Nacht, wenn die Transpiration durch niedrigere Temperatur herabgesetzt ist, auch die Blätter wieder straff werden. Aus diesen Erfahrungen des gewöhnlichen Lebens, ferner aus dem Umstand, daß man durch Beschattung einer Pflanze, auch wohl durch rechtzeitiges Begießen das Welken verhindern kann, geht auch für den Laien die Bedeutung äußerer Verhältnisse für die Größe der Transpiration hervor. Ehe wir aber zu Untersuchungen übergehen, inwieweit die Pflanzen selbst, inwieweit die äußeren Faktoren von Einfluß auf die Transpiration sind, werden wir uns nach den Methoden des Nachweises dieses Vorganges umsehen, nach feineren Methoden, die auch geringe Wasserverluste der Pflanze aufzudecken vermögen und nicht nur aus der mit Welken verbundenen extremen Wasserabgabe Schlüsse zu ziehen erlauben.

Dank der zahlreichen Experimentaluntersuchungen über die Transpiration, die seit Hales (1748) bis in die letzte Zeit erschienen sind (vgl. Burgerstein 1904), kennen wir solcher Methoden so viele, daß wir uns in deren Aufzählung recht beschränken müssen. In einfacher und anschaulicher Weise kann die Wasserdampfabgabe von seiten der Pflanze durch das Beschlagen einer über sie gestülpten Glasglocke, die niedrig temperiert sein muß, demonstriert werden. Das Beschlagen erfolgt aus denselben Gründen, aus denen sich eine Fensterscheibe beschlägt, wenn man sie anhaucht; es tritt an dem kälteren Medium, kurz gesagt, Taubildung auf. — Der exakteste, der quantitative Nachweis der Transpiration ist mit Hilfe der Wage zu erbringen. Wenn man durch geeignete Vorrichtungen dafür sorgt, daß nur die Pflanze selbst, nicht auch die Erde, in der sie wurzelt, Wasser abgeben kann, so wird man den etwa von Stunde zu Stunde ermittelten Gewichtsverlust direkt als Wasserverlust betrachten dürfen. Zwar spielen sich in der Pflanze auch noch andere Prozesse ab, die eine Aenderung des Gewichtes bedingen, doch treten sie quantitativ stark zurück hinter den durch Wasserbewegungen bedingten Gewichtsänderungen. Mit Hilfe der Wage sind hauptsächlich die Angaben über die Größe der Transpiration gewonnen, die wir S. 30 angeführt haben. Eine dritte Methode, die außerordentlich handlich und gleichzeitig weithin demonstrabel ist, beruht auf der Farbenänderung, die manche Substanzen durch Wasseraufnahme erfahren. Stahl (1894), dem wir die Ausarbeitung dieses Prinzips zu einer vortrefflichen

Untersuchungsmethode verdanken, bedient sich des Kobaltchlorids, mit dessen Lösung Filtrierpapierstreifen getränkt werden. Das so gewonnene „Kobaltpapier" ist in trockenem Zustand blau und rötet sich bei Wasserzutritt. Zur Anstellung der „Kobaltprobe" legt man ein kleines Stück blauen Kobaltpapiers auf das bezüglich seiner Transpirationsgröße zu untersuchende Objekt, etwa ein Blatt, und bedeckt es, um den Einfluß der Luftfeuchtigkeit zu eliminieren, mit einer Glasplatte. Je nachdem das Blatt dann viel oder wenig Wasserdampf abgibt, kann das Papier schon nach einigen Sekunden, oder erst nach Stunden, oder eventuell erst nach Tagen verfärbt sein. Anstatt der Farbenänderung kann man auch die Bewegungen hygroskopischer Körper (Gelatine, BENECKE 1899; Erodiumgranne, DARWIN 1898) zum Transpirationsnachweis benutzen.

Eine Anzahl Autoren (vgl. BURGERSTEIN 1904, S. 13) haben sich auch des S. 38 abgebildeten Potetometers zum Transpirationsnachweis bedient. Man wird sich erinnern, daß mit diesem Apparat die Menge des aufgenommenen, nicht die des abgegebenen Wassers gemessen wird. Wenn man aber die Transpiration in mäßigen Grenzen hält, dann kann man diese beiden Mengen als gleich betrachten, es wird durch die Wasseraufnahme gerade der Verdunstungsverlust gedeckt. Dann hat aber die Methode mancherlei Vorzüge; sie ist sehr anschaulich, bei Verwendung von gefärbtem Wasser in der Kapillare auch weithin sichtbar, und sie ist sehr bequem, wenn es sich darum handelt, den Einfluß äußerer Faktoren auf die Transpiration zu studieren; übrigens braucht man nicht Pflanzen mit der Wurzel zu verwenden, auch abgeschnittene Zweige genügen.

Studieren wir nun mit einem dieser Hilfsmittel zunächst den Einfluß, den die Struktur der Pflanze auf die Transpiration ausübt. Man wird ohne näheren Beweis die Außenwände der Epidermiszellen als die Orte der Pflanze betrachten, die in erster Linie für die Abgabe von Wasserdampf in Betracht kommen. Wie alle Zellwände sind auch sie mit Quellungswasser imbibiert, das mit einer gewissen Kraft festgehalten wird. Für jede durch Verdunstung verlorene Wassermenge sucht dann die Zellwand durch Wasseraufnahme aus dem Protoplasma Ersatz zu schaffen, vom Protoplasma aber pflanzt sich die Wasserbewegung auf den Zellsaft fort, der dann konzentrierter wird. Man sollte nun glauben, daß schon vermöge der osmotischen Energie des Zellsaftes und der Quellungsenergie der Membran sowie des Plasmas die Oberfläche einer Pflanze weniger Wasserdampf abgebe als eine gleichgroße Wasseroberfläche unter sonst gleichen Bedingungen. In der Praxis zeigt aber wenigstens der ausgepreßte Zellsaft keine langsamere Verdunstung als reines Wasser (WISSER 1904). Da nun aber tatsächlich die Oberfläche der Pflanze stets und meist sehr erheblich weniger Wasser abgibt als eine freie Wasserfläche, so müssen da Einrichtungen vorhanden sein, die transpirationshemmend wirken. Zu diesen gehört vor allem die Kutikula. Da sie nur wenig oder gar kein Wasser zu imbibieren vermag, so wirkt sie wie eine dünne Oelschicht, die über eine Wasserfläche ausgebreitet ist. Es ist schon oben auf die Verschiedenheit in [illegible] Beschaffenheit der Epidermisaußenwand hingewiesen naturgemäß nicht nur bei der Wasseraufnahme, sonder Abgabe von größter Bedeutung ist. So ist die dü Außenwand der Wurzel und der submersen Pflan

Wasser permeabel, daß die betreffenden Pflanzenteile an der Luft rasch welken und vertrocknen. Und von diesem Extrem bis zu seinem Gegenstück, der dicken und so gut wie impermeablen Kutikula derber, lederartiger Blätter finden sich alle nur denkbaren Uebergänge. Um aber auch einen zahlenmäßigen Begriff von der Wirkung der Kutikula zu geben, seien einige Versuche Boussingaults (1878) angeführt. Er prüfte die Transpiration von Aepfeln, die teils mit normaler Kutikula versehen, teils durch Schälen der Kutikula beraubt waren. Pro Stunde verlor ein Quadratzentimeter des normalen Apfels 0,005 g Wasser, des geschälten 0,277 g, also 55mal so viel.

Derartige Versuche setzen eine Kutikula voraus, die ohne sichtbare Lücken in kontinuierlicher Schicht den betreffenden Pflanzenteil überzieht, und so findet sich die Kutikula durchaus nicht immer. In sehr vielen Fällen ist sie von zwar mikroskopisch kleinen, aber meist sehr zahlreichen Löchern durchbohrt; der lückenlose Schluß, der im allgemeinen zwischen den Epidermiszellen besteht, ist an besonderen Organen, den sog. Spaltöffnungen (Stomata) unterbrochen. Jede Spaltöffnung (Fig. 8) besteht aus zwei Zellen (Schließzellen), die sich schon durch ihre gekrümmte Form von den anderen Epidermiszellen unterscheiden. Indem diese Zellen die Konkavseiten ihrer Krümmung einander zukehren, lassen sie eine kleine „Spalte“ frei, und diese mündet einerseits, da über ihr keine Kutikula ausgespannt ist, frei in die Atmosphäre, andrerseits führt sie zu einem großen Interzellularraum, der unter dem Namen „Atemhöhle“ (s. Fig. 8 B) bekannt ist und der in direkter Kommunikation mit den Interzellularen steht, die zwischen den Binnenzellen des Pflanzenkörpers verlaufen. Die Interzellularen des Pflanzeninnern stellen nun aber im großen und ganzen nicht isolierte Hohlräume dar, sondern sie bilden, indem sie miteinander in Verbindung treten, ein System kommunizierender, lufterfüllter Kammern und Kanäle, das Durchlüftungssystem der Pflanze. Durch die Spaltöffnungen steht dieses in direkter Verbindung mit der Atmosphäre. Die Spaltöffnungen, die „Ausführgänge des Durchlüftungssystems“ gestatten also Gasen jeder Art den Eintritt in die Pflanze, wie auch den Austritt aus ihr, und im Innern gelegene Zellen können mit ihrer Hilfe in direktem [illegible] mit der Atmosphäre stehen. Von der Bedeutung der [illegible]nd der Spaltöffnungen für den Gaswechsel der Pflanze [illegible]ht überzeugen, wenn man ein abgeschnittenes Blatt [illegible]lanze in Wasser stellt und dafür sorgt, daß der

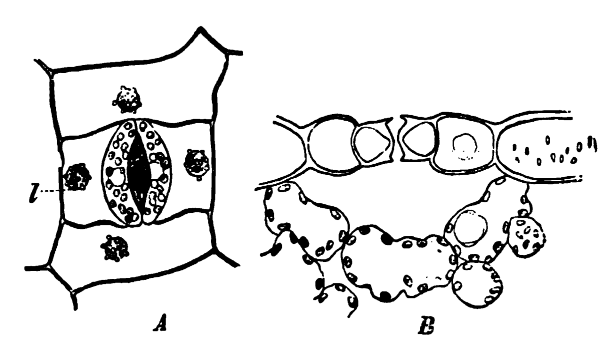


Fig. 8. Epidermis der Blattunterseite von Tradescantia virginica. A von außen; in der Mitte die zwei Schließzellen. B im Querschnitt; unter der Spalte der Schließzellen die „Atemhöhle“; an diese schließt sich chlorophyllführendes Parenchym an. Vergr. 240. (Aus „Bonner Lehrbuch“.)

Luftdruck, der auf dem untergetauchten Stielende lastet, kleiner ist, als der auf der Blattlamina ruhende. Schon bei ganz geringer Druckdifferenz — in manchen Fällen kann man sie schon durch Saugen mit dem Munde erzielen — sieht man aus dem Stiel einen kontinuierlichen Strom von Luftblasen entweichen. Daß diese Luft ihren Eintritt in die Pflanze durch die Spaltöffnungen genommen hat, zeigt sich sofort, wenn man diese durch Vaseline oder Talg verstopft: der Blasenstrom hört momentan auf. — Nur nebenbei sei erwähnt, daß neben den Spaltöffnungen auch noch andere Ausführgänge des Durchlüftungssystems der Pflanze bekannt sind (vgl. HABERLANDT, Phys. Anat.).

Wie in dem eben angeführten Versuch, so kann auch in der Natur eine Bewegung der Gasmassen durch die Spaltöffnungen erfolgen, wenn eine Differenz zwischen dem in der Atmosphäre und dem in den Interzellularen herrschenden Luftdruck existiert (Filtration). Eine solche kann z. B. durch mechanische Kompression der Interzellularen bei Biegungen eines Pflanzenteils, etwa durch Wind oder Tiere, oder durch chemische Veränderung der Interzellularluft bei der CO_2-Assimilation (Vorl. 9) und der Atmung (Vorl. 15) zustande kommen. Neben solchen Massenbewegungen spielt aber stets auch die Gasdiffusion eine sehr wichtige Rolle: sie ist die Folge einer ungleichen Konzentration der Gase an zwei verschiedenen Orten und sie dauert so lange, bis überall die gleiche Zusammensetzung herrscht. Sie ist der Diffusion gelöster Stoffe in einer Flüssigkeit vollkommen analog.

Im Augenblick interessiert uns nun aber von dem Gaswechsel, der sich durch die Spaltöffnungen vollziehen kann, nur die Abgabe von Wasserdampf. Aus der geschilderten Struktur der Pflanze folgt, daß es neben der Transpiration der Epidermiszellen gewissermaßen noch eine „innere Transpiration“ geben muß, da ja jede irgendwo an einen Interzellularraum angrenzende Zelle Wasserdampf an diesen abgeben kann; die nächste Folge dieser inneren Transpiration wird nun lediglich die vollkommene Dampfsättigung der Interzellularluft sein. Zu einem Wasserverlust für die Gesamtpflanze kommt es erst, wenn aus der Interzellularluft Wasserdampf durch die Spaltöffnungen nach außen tritt. Aus einer einzelnen Spalte freilich werden nur ganz minimale Wassermengen austreten können, denn die Spalten sind sehr klein: die größten unter ihnen (Amaryllis) haben einen Querdurchmesser von 0,01—0,02 mm. Das sind also Oeffnungen von einer solchen Feinheit, daß ihnen gegenüber ein Nadelstich als großes Loch erscheint. Ihre Bedeutung für das Leben der Pflanze gewinnen demnach die Spaltöffnungen neben gewissen, später zu behandelnden Eigentümlichkeiten vor allen Dingen durch ihre große Zahl. Da, wo sie am reichlichsten auftreten, auf der Unterseite von Laubblättern, hat man 40 bis 300 auf dem Quadratmillimeter, in einzelnen extremen Fällen sogar 625 (Olea) und 716 (Brassica Rapa) gezählt. Nach NOLL (1902) besitzt ein mittelgroßes Blatt von Brassica Rapa nicht weniger als 11 Millionen Stomata, das der Sonnenblume 13 Millionen. BROWN und ESCOMBE (1900) haben nachgewiesen, daß die Diffusion der Gase sich durch eine von so z[illegible] reichen feinen Poren durchsetzte Platte mit demselben Erfolg zieht, als wenn die trennenden Räume zwischen den einzelnen [illegible] gar nicht vorhanden wären (vgl. Vorl. 10). Damit stimmt, [illegible]

Umständen die Transpiration eines Blattes an die Wasserabgabe einer gleich großen Wasserfläche nahezu heranreicht (LIVINGSTON 1906).

Man hat also zwischen einer epidermalen und interzellularen oder, wie man auch sagt, zwischen einer kutikulären und einer stomatären Transpiration zu unterscheiden und kann den Gegensatz zwischen beiden nicht selten am Verhalten der beiden Blattseiten erkennen. Zahlreiche Laubblätter führen nämlich Spaltöffnungen nur auf der Unterseite, und wenn dann die Kutikula auf beiden Seiten ganz gleich ist, so kann man wohl sagen, man beobachte auf der Blattoberseite die kutikuläre, auf der Unterseite dieselbe nebst der stomatären. Mehrere Methoden, am anschaulichsten vielleicht die Kobaltprobe, demonstrieren nun aber, daß die kutikuläre Transpiration häufig so gering ist, daß man sie praktisch gleich Null setzen kann; so kann man z. B. bei Blättern von Liriodendron tulipifera oder (im Winter) von Cyclamen ein der Unterseite angelegtes Kobaltpapier schon nach wenigen Sekunden die Farbe wechseln sehen, während unter gleichen Umständen das mit der Oberseite in Berührung befindliche stundenlang blau bleibt. Pflanzen, die in feuchter Luft leben, z. B. die Hymenophylleen, haben freilich eine viel weniger derbe Kutikula, und so erhält bei ihnen die kutikuläre Transpiration Werte, die schon recht ansehnlich sind und bequem mit dem Kobaltpapier nachgewiesen werden können; das Extrem stellen dann die schon erwähnten submersen Pflanzen und die Wurzeln dar, bei denen die Permeabilität der Kutikula bei fehlenden Spaltöffnungen ohne weiteres durch das rasche Welken demonstriert wird.

Die Transpirationsgröße eines Pflanzenteiles wird nun aber nicht nur durch die Struktur der Kutikula und durch die Zahl sowie die Größe der Spaltöffnungen bedingt, sondern es ist vor allem auch seine Flächenausdehnung und auch seine innere Struktur (Größe der Interzellularen) von Bedeutung. Und wenn wir dann alle diese in der Organisation der Pflanze bedingten Faktoren als gegeben betrachten, so können wir doch noch nichts über die absolute Größe ihrer Transpiration aussagen, da diese in sehr hohem Maße auch von äußeren Umständen abhängt. Der Einfluß vieler äußerer Faktoren auf den Gang der Transpiration erscheint uns selbstverständlich, weil es sich da um rein physikalische Vorgänge handelt, die man an jedem flüssigkeitsdurchtränkten Körper (Filtrierpapier, Leim) ebensogut beobachten kann, wie an der Pflanze; es fehlen aber auch andererseits überraschende Beeinflussungen nicht, bei denen die Wirkung der Außenwelt komplizierter wird, weil sie in erster Linie die Organisation der Pflanze selbst ändert und dadurch dann auch auf die Verdunstung einwirkt. Von den physikalischen Wirkungen äußerer Faktoren sei zunächst der Wassergehalt der Luft genannt; seine Wirkung ist derartig einleuchtend, daß jedes weitere Wort überflüssig erscheint. Ebenso steht es mit der Temperatur: jede Erhöhung derselben muß die Transpiration steigern, jede Abkühlung muß sie herabsetzen. Wenn die Pflanze höher temperiert ist als ihre Umgebung, dann kann sie selbst in dunstgesättigter Luft noch Wasserdampf abgeben; sie erreicht aber eine höhere Temperatur durch die Atmung [illegible] orption von Licht- und Wärmestrahlen, die oft durch [illegible] gesteigert wird (STAHL 1896). Auch durch Er- [illegible] die Transpiration gefördert, denn die Pflanze [illegible] der dampfgesättigten Luft, die sich infolge der

Transpiration an ihrer ganzen Oberfläche angesammelt hat, herausbewegt und in neue, noch nicht gesättigte Teile der Atmosphäre gebracht. Anstatt die Pflanze zu bewegen, können wir auch die Luft in Bewegung setzen, und so muß selbstverständlich jeder Wind die Transpiration steigern. Schon etwas weniger durchsichtig ist dann die Wirkung der Bodenfeuchtigkeit: Ein trockener Boden hemmt die Transpiration ganz beträchtlich. Man glaubte wohl hierin die Folge der Zellsaftkonzentration erblicken zu dürfen. Ebenso wollte man die Transpirationshemmung durch reichlichen Salzgehalt im Boden erklären. Tatsächlich beeinträchtigt aber die in der Pflanze eintretende Konzentrationszunahme des Zellsaftes die Verdunstung nur sehr wenig, und es hat sich auch gezeigt, daß vielfach schon ganz verdünnte Lösungen einen beträchtlichen Einfluß auf die Transpiration haben: verdünnte Säuren verlangsamen, Alkalien beschleunigen sie. Es muß also der Einfluß von gelösten Stoffen und der Einfluß der Wassermenge im Boden offenbar kein einfacher, rein physikalischer sein, sondern er muß insofern kompliziert sein, als er zunächst Veränderungen an der Pflanze hervorruft und damit indirekt die Transpiration beeinflußt. Veränderungen an der Pflanze aber, soweit sie rasch eintreten, sind durch die Tätigkeit der Spaltöffnungen bedingt.

Von einer solchen „Tätigkeit" der Schließzellen haben wir bisher nicht gesprochen und so mußte unsere Darstellung die Vorstellung erwecken, der Porus stelle eine Oeffnung von ein für allemal gegebener Größe dar. Das ist aber absolut nicht zutreffend: die Schließzellen sind vielmehr befähigt, je nach Umständen die Spalte zu öffnen oder zu verschließen, und sie vermögen dadurch der stomatären Transpiration von Null an aufwärts die allerverschiedensten Werte zu erteilen. Erreicht wird diese Variation der Spaltweite durch ein höchst einfaches Mittel, durch verschiedene Krümmung der Schließzellen. Zum Verständnis der Mechanik dieses Vorganges ist es nötig, den Bau der Spaltöffnung etwas näher zu betrachten, als das bisher geschehen ist. Als Beispiel wählen wir Amaryllis, bei der namentlich durch SCHWENDENER (1881) die in Betracht kommenden Verhältnisse in eingehendster Weise studiert und aufgeklärt worden sind; die verschiedenen Typen des Baues und der Mechanik der Spaltöffnungen findet man bei HABERLANDT (Phys. Anat.) behandelt.

Unsere Fig. 9 zeigt die Amaryllisspaltöffnung im geöffneten und im geschlossenen Zustand, sowohl in der Flächenansicht wie im Querschnitt. Auf letzterem (Fig. 9, *I*) fällt sofort die asymmetrische Gestaltung der Schließzelle in Bezug auf die Linie *S* auf, die die Konkavseite der Schließzelle von der Konvexseite trennt. Während die Konvexseite im Querschnitt ziemlich genau einen Halbkreis bildet, stellt die Außenkontur der Konkavseite eine viel kompliziertere Figur dar, und dementsprechend ist auch der Interzellularraum zwischen den Konkavseiten der beiden Schließzellen sehr eigenartig: ganz außen wird er durch hörnchenförmige Vorsprünge (*H*) bis zum Schwinden des Lumens verengt; dann folgt eine Erweiterung — man nennt diesen Raum den Vorhof der Spaltöffnung —; darauf in der Mitte wieder Verengerung, die eigentliche Spalte; dann eine Erweiterung (Hinterhof), die durch ein zweites Paar von Hörnchen am inneren Ende wie
wird. Die Innenkontur verläuft nun aber nicht par
sondern sie bildet ungefähr einen Halbkreis, und
die Konkavseite aus einer durchaus ungleichm

besteht: sie ist relativ dünn in der Mitte, hat aber oben und unten (in der Figur) mächtige Verdickungsleisten (den Hörnchen entsprechend) aufzuweisen. Vom Zellinhalt der Schließzellen ist der reichliche Chlorophyllgehalt hervorzuheben, der anderen Epidermiszellen gewöhnlich fehlt. Das Protoplasma umschließt eine große Vakuole, die der Sitz starker osmotischer Kräfte ist. Unter dem Einfluß des osmotischen Druckes werden nun die Zellmembranen gedehnt; da aber die Konkavseite vermöge der dickeren Wandung einer Dehnung größeren Widerstand leistet als die Konvexseite, so dehnt sich erstere weniger als letztere. Die Folgen dieser ungleichseitigen Dehnung macht man sich am besten an einem Modell aus einem dünnen, dehnbaren, allseits geschlossenen Kautschukschlauch klar, dem

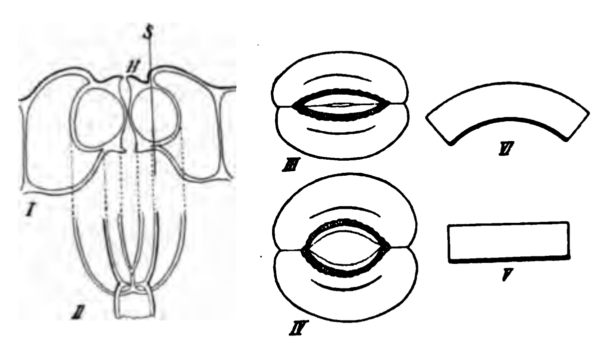


Fig. 9. *I—IV* Spaltöffnung von Amaryllis formosissima nach SCHWENDENER. *I* Querschnitt, *II* halbe Flächenansicht, *III* Flächenansicht der geschlossenen, *IV* Flächenansicht der geöffneten Spaltöffnung.
V, VI Schema: Erklärung im Text.

einseitig eine Verstärkungsschicht aufgeklebt wurde. Preßt man in ihn Wasser oder Luft ein, so geht er aus dem geraden (Fig. 9, *V*) in den gekrümmten Zustand über (Fig. 9, *VI*). Denkt man sich nun zwei solche Schläuche mit dem oberen und unteren Ende der derbwandigen Seite vereinigt, während deren Mitte frei bleibt, so sieht man bei Eintreten eines Druckes die beiden Schläuche in der Mitte auseinanderweichen. Genau derselbe Vorgang vollzieht sich bei den Spaltöffnungsschließzellen. Die Spalte verbreitert sich bei einer Drucksteigerung so sehr, wie es die Fig. 9, *IV* der Fig. 9, *III* gegenüber zeigt. Man sagt im ersteren Fall, die Spalte sei geschlossen, im zweiten, sie sei geöffnet, und in der Tat liegen die beiden Schließzellen bei niedrigem Innendruck zwar nicht so fest aneinander, daß ein hermetischer Verschluß entsteht, aber doch so, daß Gase, speziell Wasserdampf, nicht in nennenswerter Weise zwischen ihnen durchpassieren können, die stomatäre Transpiration also so gut wie unterdrückt wird. Durch Wechsel im Zelleninnendruck kann nun die Pflanze der Spalte sehr verschiedene Weite geben, und es leuchtet ein, daß damit die Spaltöffnungen zu Regulatoren der Transpiration werden, wie man sie sich vollkommener kaum vorzustellen vermag.

Die Oeffnungsweite der Spalte hängt nicht allein von dem osmotischen Druck der Schließzellen ab, sondern auch von dem Gegendruck der Nachbarzellen; wird dieser etwa durch Anstechen der Zellen aufgehoben, so sieht man sofort eine starke Spaltenöffnung in den Schließ-
…en eintreten, ohne daß in diesen der Druck gestiegen wäre.
…kehrt kann aber auch eine Druckzunahme in den Nachbarzellen
…passiven Verschluß der Spaltöffnung herbeiführen. Inwieweit
…ie Einwirkung der Nachbarzellen in der Natur eine Rolle

spielt, darüber gehen die Meinungen der Autoren noch weit auseinander [SCHWENDENER (1881) schreibt den Nebenzellen gar keine, LEITGEB (1886) eine sehr große Wichtigkeit zu, DARWIN (1898) vermittelt]: für uns mag es hier genügen zu konstatieren, daß tatsächlich die aktiven Bewegungen der Schließzellen vollkommen ausreichend erscheinen, um Oeffnen und Schließen der Spalte zu erklären. — Hat man Spaltöffnungen unter dem Mikroskop zur Beobachtung, so kann man leicht die Wirkung der Druckschwankungen im Innern der Schließzellen demonstrieren. Sind im Präparate die Spalten geöffnet, so kann man sie durch Einwirkung plasmolysierender Lösungen rasch zum Schluß bringen, und wenn man wieder Wasser zusetzt, so sieht man bald von neuem Oeffnung eintreten. In der Natur sind freilich die Druckschwankungen keine so extremen, daß sie, wie bei der Plasmolyse, bis zur völligen Vernichtung des Turgors führen, vielmehr bleibt auch in den ganz geschlossenen Apparaten noch immer ein Druck von mehreren Atmosphären bestehen.

Die Bedingungen, unter denen Oeffnen resp. Schließen der Spalten erfolgt, sind mannigfaltige, auch bei differenten Pflanzen verschiedene, doch kann man wohl sagen, daß im allgemeinen durch sie die Regulierung der Transpiration in zweckmäßiger Weise erfolgt, die Pflanze also der Gefahr des Verwelkens entzogen wird. Es fehlt freilich auch nicht an Vorkommnissen, die in Beziehung auf die Regulierung der Transpiration als schädlich für die Pflanze betrachtet werden müssen, man darf aber nie vergessen, daß eben die Stomata nicht nur der Wasserdampfabgabe dienen, sondern vor allem auch für die Kohlensäureaufnahme unentbehrlich sind. Jede Einschränkung der ersteren muß demnach auch die zweite hemmen, und da kann es schon gelegentlich zu Kollisionen zwischen den verschiedenen Bedürfnissen kommen, bei denen notwendigerweise die Pflanze in der einen oder in anderer Weise geschädigt werden muß. Dieselbe Beobachtung macht man übrigens überall, wo man näheren Einblick in das Getriebe der organischen Natur gewonnen hat.

Wir betrachten nun die einzelnen Faktoren, die von maßgebender Bedeutung für das Spiel der Spaltöffnungen sind, und nennen da in erster Linie die Dampfspannung der Atmosphäre. Ein reichlicher Wassergehalt der Luft muß, wie besprochen wurde, aus physikalischen Gründen die Transpiration hemmen; er bewirkt aber auch ein weites Oeffnen der Schließzellen, weil diese sich ganz mit Wasser sättigen können, und dadurch wird seine rein physikalische Wirkung wieder kompensiert. Umgekehrt ist es mit trockener Luft, die zwar im allgemeinen verdunstungsfördernd wirkt, aber doch die Transpiration herabsetzen kann, weil beim beginnenden Welkwerden häufig die Spaltöffnungen am raschesten Wasser verlieren und sich dabei schließen. Spaltenschluß infolge Welkens ist aber durchaus nicht allgemein verbreitet. Bei vielen Pflanzen bleiben auch im welken Blatt die Stomata weit geöffnet und fahren fort, Wasser abzugeben, so daß außerordentlich rasch Vertrocknen eintritt. Solche Pflanzen sind nur existenzfähig an Orten mit großer Feuchtigkeit, und dementsprechend findet man unter den einheimischen Sumpfpflanzen (Alisma, Acorus, Menyan-thes etc.) und Schattenpflanzen (Osmunda regalis) Vertreter Typus. Die Anwendung von Kobaltpapier ist auch hier bequemes Mittel zur Untersuchung der Wasserabgabe; m ihm z. B. bei Tropaeolum majus oder Cyclamen den

schluß beim Welken, bei den eben genannten Pflanzen aber das umgekehrte Verhalten, starke Wasserabgabe selbst aus dem halbtrockenen Blatt, konstatieren. — Noch mehr als eine feuchte Atmosphäre muß natürlich die Benetzung mit Wasser auf eine weitgehende Oeffnung der Spaltöffnungen hinwirken. Damit stimmt der Erfolg in einem Versuch Wiesners (1882), der nach Eintauchen der Blätter in Wasser bedeutende Transpirationssteigerung fand. Unter Umständen kann freilich auch der entgegengesetzte Erfolg eintreten, wenn nämlich die Nachbarzellen ebenfalls reichlich Wasser aufnehmen (Kohl 1886) und die Spalten passiv zusammendrücken, oder wenn die Spalten durch das Wasser kapillar verstopft werden.

Auch auf einen zweiten, hier zu nennenden Faktor, das Licht, reagieren die Spaltöffnungen verschiedener Pflanzen nicht alle gleich. Häufig konstatiert man mit dem Einsetzen stärkerer Beleuchtung ein weiteres Oeffnen der Spalten, z. B. bei Amaryllis, Aspidistra. Damit ist dann natürlich die Gefahr einer zu großen Wasserdampfabgabe gegeben, da auch rein physikalisch das Licht die Verdunstung befördert. In vielen Fällen kann aber dem Schlaffwerden der Blätter dadurch vorgebeugt werden, daß beim ersten Welken trotz direkter Besonnung ein Schließen der Stomata erfolgt. Wie Stahl (1894) gezeigt hat, tritt dieser Erfolg aber durchaus nicht immer ein, und man kann z. B. konstatieren, daß ein Blatt vom Tropaeolum, das schwach angewelkt mit geschlossenen Spalten der direkten Sonne ausgesetzt wird, im Verlauf einiger Stunden nicht weiter welkt, während ein vollkommen frisches, gleichen Bedingungen exponiertes Blatt, eben weil es die Stomata nicht schließt, rasch trocken wird. Man hat darauf hingewiesen, daß die Wirkung des Lichtes auf die Schließzellen durch den Chlorophyllgehalt der letzteren seine Erklärung finde; das Chlorophyll vermag, wie später gezeigt wird, unter Mitwirkung des Sonnenlichtes in der Tat osmotisch wirkende Substanzen zu erzeugen, also im Sinne einer Oeffnung der Spaltöffnung zu wirken. Ganz gewiß wirkt aber das Licht auch noch mehr indirekt, als „Reiz" auf die Schließzellen ein. — Bei manchen Pflanzen hat man einen Spaltenverschluß nach Verdunkelung konstatiert. Auch hier wird man an eine Reizwirkung der Verdunkelung denken müssen, denn wenn einmal im Licht osmotisch wirksame Substanzen gebildet worden sind, so können diese nach Aufhören der Beleuchtung nicht so rasch verbraucht werden, daß dadurch Spaltenschluß bedingt würde. Nach Leitgeb (1886) wäre der im Dunkeln auftretende Verschluß der Spaltöffnungen ein passiver, indem die Schließzellen durch eine Turgeszenzzunahme der Nachbarzellen zusammengepreßt werden. Eine Turgeszenzzunahme im Dunkeln ist aber eine sehr allgemeine und leicht begreifliche Erscheinung. — Außer Licht und Wassergehalt der Luft hat man auch den Einfluß von Temperaturänderungen auf die Spaltweite studiert. Wir gehen auf diese und andere Studien nicht ein, bemerken nur, daß in den zwei behandelten jedenfalls die wichtigsten Faktoren berücksichtigt worden sind. Man vermißt übrigens in der großen Literatur über die Spaltöffnungen auch heute noch eingehende gründliche Studien an einzelnen Pflanzen, die man als [illegible]er verschiedener biologischer Gruppen ansehen könnte. Trotz[illegible]ber kein Zweifel bestehen, daß die Pflanze in den Spalt[illegible]ßerordentlich wichtige Regulierungsapparate für die [illegible]besitzt, die namentlich dann ihre Aufgabe vortrefflich

erfüllen, wenn die äußeren Bedingungen der Wasseraufnahme und -abgabe annähernd optimale sind, d. h. sich nicht denjenigen Extremen nähern, die pflanzliches Leben überhaupt nicht mehr gestatten. Wollte man versuchen, eine unserer landwirtschaftlichen Kulturpflanzen, Getreide oder Tabak, unter den Bedingungen zu kultivieren, die wir in der Wüste oder in der dunstgesättigten Atmosphäre des tropischen Urwaldes antreffen, so würde ein solcher Versuch zuverlässig fehlschlagen. Dementsprechend zeigt auch die Untersuchung der Pflanzen, die in der Natur solche extreme Standorte bewohnen, eine Menge von Einrichtungen, die in einem Fall die Transpiration auf das äußerste Maß einschränken, im andern möglichst fördern müssen. Eine kurze Besprechung dieser Einrichtungen ist hier wohl am Platze, ausführliche Darstellungen finden sich bei HABERLANDT (Phys. Anat.), SCHIMPER (1898), STAHL (1893, 1896).

Eine Einschränkung der Transpiration kann durch Verringerung der Zahl der Stomata oder durch eine Veränderung ihres anatomischen Baues erzielt werden. Ferner findet sich bei den Bewohnern trockener Standorte meist eine starke Kutikula, deren Wirkung noch weiter gesteigert werden kann, wenn Wachs auf ihr und in ihr zur Ablagerung gelangt, also wenn die Imbibitionsfähigkeit der mit der Luft in direkter Berührung stehenden Teile der Pflanze verringert wird. Auch die Ausbildung von lufterfüllten Haaren kann als wirksamer Transpirationsschutz dienen, da ein solches Haarkleid die Bewegungen der atmosphärischen Luft von der Pflanze abhält, einen „windstillen Raum“ an ihrer Oberfläche schafft. Neben solchen Vorkehrungen, die in der Gestaltung der Zellen liegen, findet man auch andere durch Stellung und Form der Glieder bedingte. Die flächenförmige Ausbreitung des Laubblattes begünstigt die Transpiration zu sehr, besonders wenn die ganze Blattfläche der Einwirkung der Sonne ausgesetzt ist. Dementsprechend kennt man Pflanzen, die der starken Bestrahlung dadurch ausweichen, daß sie ihre Blattflächen vertikal richten (Kompaßpflanzen, Eucalyptus etc. Vorl. 35) und vor allen Dingen auch solche, die imstande sind, den Blattflächen je nach Bedürfnis eine verschiedene Lage zum einfallenden Licht zu geben (Vorl. 35). Noch energischer wirkt natürlich eine Oberflächenverkleinerung, wie sie durch Einrollung eines flächenförmig angelegten Blattes oder durch Vermeidung der Flächenform, Annäherung an die Kugelgestalt (Kakteen, Euphorbiaceen etc.) erzielt werden kann.

Umgekehrt finden wir bei Pflanzen, die Orte mit großer Luftfeuchtigkeit bewohnen, Einrichtungen zur Förderung der Transpiration. Als solche sind z. B. beschrieben worden: Gestalt und Lage der Blätter, so daß sie rasches Ablaufen flüssigen Wassers, rasche Trockenlegung der Spreite bedingen; Auftreten von gefärbtem Zellsaft und damit starker Erwärmung der betreffenden Zellen; dünne, leicht permeable Kutikula; Oberflächenvergrößerung der Epidermis; Herauslegen der Schließzellen an möglichst exponierte Stellen u. a. m.

Von größter Wichtigkeit für die Pflanze ist auch ihre Fähigkeit, die genannten, transpirationsfördernden oder hemmenden Einrichtungen je nach äußeren Umständen erheblich modifizieren zu können. Es besteht freilich nur innerhalb gewisser Grenzen für die Pflanze die Möglichkeit, bei ihrer Entwickelung sich verschiedenen Daseinsbedingungen anzupassen.

Nach alledem ist es klar, daß die Transpiration verschiedener

Pflanzen oder derselben Pflanze unter verschiedenen Bedingungen ganz differente Werte ergeben muß, und daß der Gang der Verdunstung aus einer freien Wasseroberfläche und aus der Pflanze (LIVINGSTON 1906) verschieden von äußeren Faktoren beeinflußt wird. — Auch die einzelnen Organe transpirieren sehr verschieden. Unter den natürlichen Bedingungen sind die Laubblätter allen anderen Organen so sehr in der Transpiration voraus, daß man sie, wie eingangs bemerkt, geradezu als die Transpirationsorgane der Pflanze bezeichnen kann; in Anbetracht ihrer großen Oberfläche und der zahlreichen Spaltöffnungen ist diese ihre Funktion leicht begreiflich. Die Transpiration der einzelnen Organe ändert sich übrigens mit ihrem Entwicklungszustand; auf diese Frage gehen wir aber hier nicht ein. Wir wollen nur noch untersuchen, ob diese Verschiedenheiten im Wesen der Pflanzen begründet, oder ob sie zufällige sind, mit anderen Worten, ob die enorme Wasserdampfabgabe gewisser Pflanzen für ihr Gedeihen notwendig oder nützlich ist, da doch andere Pflanzen, die untergetauchten Wasserpflanzen an der Spitze, ohne Transpiration auskommen können. Diese Frage ist nicht von allen Forschern gleich beantwortet worden, vielmehr sind diametrale Meinungsdifferenzen zutage getreten, indem die einen die Transpiration nur für ein notwendiges Uebel (VOLKENS 1887), die anderen für eine unentbehrliche Lebensäußerung hielten. Die Erfahrungen der neuesten Zeit haben uns nun aber darüber belehrt, daß auf dem Gebiete der Physiologie nichts fehlerhafter ist, als Verallgemeinerungen, denn in mehr als einer Beziehung sind Differenzen in Bezug auf die fundamentalsten Lebensbedingungen bei Organismen festgestellt worden, denen man äußerlich diese verschiedenen Ansprüche nicht ansehen kann; ohne im Detail späteren Erörterungen vorzugreifen, sei hier auf gewisse niedere Pflanzen aufmerksam gemacht, deren Existenzbedingung ein sauerstofffreies Medium bildet, die sich also in den schärfsten Gegensatz zu den gewöhnlichen sauerstoffbedürftigen Organismen stellen. Es wäre also gewiß verkehrt, wenn man aus der Tatsache, daß einzelne Pflanzen ohne Transpiration existieren können, den Schluß ziehen wollte, die Transpiration sei für alle unnötig. Eines ist ja klar: die Transpiration läßt sich bei der ganzen Struktur der Landpflanzen nicht vermeiden, denn mit ihrem Aufhören würde auch die Aufnahme und Abgabe anderer Gase von seiten der Pflanzen unmöglich werden, und damit hörte die Existenzfähigkeit der Pflanze auf. Die Pflanzen trockener Klimate zeigen uns nun, wie weit eine solche Einschränkung des Gaswechsels gehen kann. Wenn wir aber bei der Mehrzahl der Pflanzen solche Schutzmittel gegen Transpiration nicht finden, so dürfen wir nicht daraus schließen, daß es diesen Pflanzen nicht möglich gewesen wäre, sie auszubilden, vielmehr, daß sie sie nicht nötig hatten. Und wenn wir schließlich gar Pflanzen finden, die offenbar Vorrichtungen treffen, ihre Transpiration zu steigern, so legt uns das doch den Gedanken nahe, die Transpiration als einen nützlichen Vorgang zu betrachten. In der Tat lassen sich einige Gründe zugunsten dieser Auffassung anführen. Es kann nämlich keinem Zweifel unterliegen, daß die Transpiration ein wichtiges Mittel liefert, die Bodensalze, deren Bedeutung in einer der nächsten Vorlesungen zu bes[illegible] ein wird, in größerer Menge aufzunehmen; diese Salze bieten [illegible] rzeln in sehr starker Verdünnung, und wenn sie alle [illegible] ge der Diffusion den

höchsten Zweigen eines Baumes zugeführt werden sollten, so würde das eine sehr große Zeit in Anspruch nehmen. Tatsächlich aber sehen wir die Salzlösungen in besonderen Leitungsbahnen sich bewegen und bis zu den Zellen der Blätter vordringen. Dort erfolgt dann durch die Verdunstung eine Konzentrierung und Ansammlung des Salzes. Daneben darf eine andere Wirkung der Transpiration nicht übersehen werden. Die Blätter sind dem Sonnenlichte ausgesetzt, und indem sie mit dem Chlorophyll und unter Umständen auch mit anderen Farbstoffen Licht absorbieren, müssen sie sich notwendigerweise erheblich erwärmen. Beobachtungen aber zeigen, daß die Temperatur der Pflanze im großen und ganzen der Lufttemperatur folgt. Das ist nach dem Gesagten nur dann möglich, wenn der Erwärmung durch Absorption der Lichtstrahlen dauernd eine Abkühlung folgt. Daß aber gerade die Verdunstung abkühlend wirkt, ist bekannt; wir erinnern daran, daß man im gewöhnlichen Leben von dieser abkühlenden Wirkung der Wasserverdampfung Gebrauch macht, wenn man im heißen Sommer mit Wasser sprengt, oder wenn man Wasser im permeablen Tongefäß aufbewahrt. Ist also die Verdunstung ein Regulator der Temperatur der Pflanzen, so wird man bei schwach transpirierenden Gewächsen eine starke Erwärmung in der Sonne beobachten müssen. In der Tat konnte ASKENASY (1875) an Fettpflanzen sehr hohe Temperaturen beobachten:

		Temp. d. Pflanze	Lufttemp.
	Sempervivum alpinum	49,3° C	31,0° C
	Sempervivum spec.	51,2° „	
Vergleichspflanze:	Aubrietia deltoides	35,0° „	
	Semperviv. alpinum	52,0° „	28,1° „
	Semperviv. arenarium	49,0° „	
	Opuntia Raffinesquiana	43,0° „	
Vergleichspflanze:	Gentiana cruciata	35,0° „	

Während also Pflanzen wie Aubrietia und Gentiana verhältnismäßig wenig über die Lufttemperatur kamen, nahmen Fettpflanzen Temperaturen von über 50° C an. Die Beobachtung, die durch URSPRUNG (1903) im wesentlichen bestätigt wurde, gewinnt noch an Interesse, wenn wir zufügen, daß weitaus die meisten Pflanzen so hohe Temperaturen gar nicht ertragen können. Man sieht also, wie auch die Resistenz gegen hohe Temperatur eine Eigenschaft derjenigen Pflanzen sein muß, die im trocknen Klima existenzfähig sind, und man begreift, daß durchaus nicht alle Pflanzen sich an solche Lebensverhältnisse anpassen konnten. — Bei dieser Gelegenheit kann noch erwähnt werden, daß F. DARWIN (1904) einen Apparat konstruiert hat, der automatisch die Temperatur eines Pflanzenteils registriert, und der somit indirekt gestattet, Schlußfolgerungen über die Oeffnungsweite der Spaltöffnungen zu ziehen.

Vorlesung 5.

Die Leitung des Wassers I.

Wenn einige Teile der Pflanze Wasser abgeben, andere Wasser aufnehmen, so müssen die dazwischen liegenden Partien imstande sein, Wasser zu leiten. Wasseraufnahme, -abgabe und -leitung vollzieht sich unter Umständen an den verschiedenen Teilen einer einzigen Zelle. So findet sich auf lehmigen Aeckern hin und wieder eine Alge, Botrydium granulatum, die aus einer etwa stecknadelkopfgroßen, grünen Kugel besteht, die dem Erdboden aufsitzt und in ihn mehrfach verästelte farblose Auszweigungen sendet (Fig. 10); man kann den kugligen grünen Teil mit dem Sproß, den farblosen verzweigten mit der Wurzel einer höheren Pflanze vergleichen, aber das ganze Gebilde enthält nur einen einzigen Hohlraum, ist nicht durch Scheidewände gefächert, stellt also in gewissem Sinne eine einzige Zelle dar. Und ähnlich wie Botrydium breitet der einzellige Pilz Pilobolus sein Wurzelsystem im Substrat aus und erhebt sich mit seinem keulenförmigen, schließlich zum Fortpflanzungskörper umgebildeten Ende in die Luft. Wenn nun bei einer dieser Zellen, die wir uns wassergesättigt denken, die Transpiration einsetzt, so werden zunächst Wassermoleküle aus der Membran des oberirdischen Teils der Pflanze entweichen; die Membran verliert Quellungswasser. Dadurch aber werden in der Membran Kräfte frei, die eine Saugung auf das in der Nähe befindliche, vom Protoplasma festgehaltene Wasser ausüben. Das Protoplasma seinerseits sucht Deckung für den Wasserverlust in der Vakuole und so muß diese zunächst in ihrem oberen Teil konzentrierter werden; alsbald wird aber durch Diffusion ein Ausgleich der Vakuolenkonzentration an beiden Enden der Zelle herbeigeführt werden und damit ist dann die Störung des Gleichgewichtszustandes bis an die Stelle gelangt, wo eine erneute Aufnahme von Wasser aus dem Boden stattfinden kann.



Fig. 10. Botrydium granulatum, ca. 25 fach vergrößert. Nach ROSTAFINSKI in SACHS' Vorlesungen.

Gehen wir zu einem etwas komplizierteren Fall über: nehmen wir an, unser Botrydium sei durch eine Scheidewand zwischem dem grünen transpirierenden Teile und dem farblosen, wasseraufnehmenden in zwei Zellen geteilt, so werden die nächsten Folgen der Transpiration bis zur Konzentrierung des Zellsaftes in der grünen Zelle ganz dieselben sein wie oben. Diese Zelle grenzt aber jetzt nicht direkt an Wasser, sondern an die farblose Zelle; aus dieser also muß sie auf osmotischem Wege Wasser entnehmen, und sie kann das [illegible], bis in beiden gleiche Konzentration herrscht. Zu dieser [illegible] ichtszustand aber kommt es, solange die grüne Zelle tr[illegible] so-

lange die farblose an Wasser grenzt, nie, denn auf jede Wasserentnahme aus der farblosen Zelle folgt Wasseraufnahme aus dem Boden, und auf jeden Wasserzufluß zur grünen Zelle folgt neue Transpiration. Es wird also in unserem Schema die durch Verdunstung der einen Zelle entstehende osmotische Saugung einfach auf die andere übertragen, und es besteht somit kein wesentlicher Unterschied zwischen dem ersten und diesem zweiten Fall. — Nur wenig komplizierter wird die Sache, wenn wir die Transpiration eines mehrzelligen Pilzes betrachten, der wie Penicillium teils im Substrat wurzelt, teils in der Atmosphäre sich ausbreitet. In unserer Fig. 11 ist ein kleines Exemplar von Penicillium abgebildet; die horizontalen Zellfäden sind im Substrat eingebettet, die aufrechten „Konidienträger" ragen in die Luft. Für unsere Zwecke können wir also die ganze Pflanze auf das einfache Schema der Fig. 12 reduzieren: von den Zellen eines Zellfadens befinden sich A, B, C im Substrat, die anderen a, b, c etc. in der Luft. Wenn nun in einem solchen Organismus etwa die Zelle a durch Transpiration Wasser verloren hat, so wird sie aus b neues zu erhalten suchen; aber auch b transpiriert und saugt ihrerseits von c; der Umstand, daß über b noch eine saugende Zelle sich befindet, muß also gerade so wirken, als ob b stärker transpiriert hätte, oder mit anderen Worten, zur saugenden Wirkung von b auf c addiert sich noch die von a, und so geht das fort, bis wir zu den wasseraufnehmenden Zellen gelangen, an denen das umgekehrte Schauspiel wie an den abgebenden eintreten muß: auf A wirken die aufsaugenden Kräfte aller Zellen a, b etc., A deckt seinen Wasserverlust einerseits direkt aus der Umgebung, andererseits aus B, und so verteilt sich abwärts die saugende Wirkung der Transpiration auf alle als Wurzel funktionierenden Zellen.

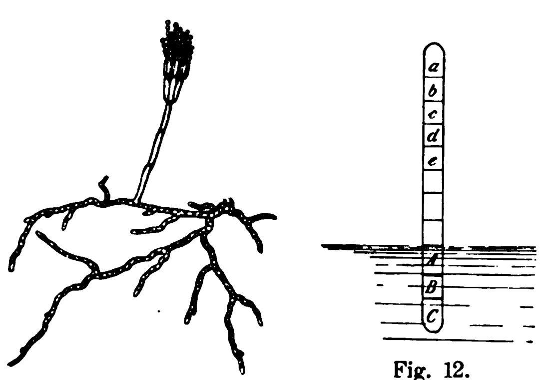


Fig. 11. Pflänzchen von Penicillium glaucum.

Fig. 12.

Was wir jetzt besprochen haben, sind Wasserbewegungen im Organismus, die durch Störung des osmotischen Gleichgewichtes zustande kommen und solange dauern müssen, als Konzentrationsunterschiede zwischen den einzelnen Zellen bestehen. Man könnte nun glauben, daß in dieser Weise ganz **allgemein** die Wasserbewegung in der Pflanze von statten gehe, allein **Versuche** widersprechen dieser Ansicht ganz entschieden. WESTERMAIER (1884) hat Streifen von Parenchymzellen aus dem Wassergewebe von Peperomia und Tradescantia in etwas erschlafftem Zustande einseitig mit Wasser in Berührung gebracht und beobachtet, bis zu welcher Entfernung von dem Wasser die Zellen ihre Turgeszenz wieder gewinnen. Obwohl die äußeren Umstände eine Transpiration fast ganz unmöglich machten, betrug die Steighöhe des Wassers doch immer nur ganz wenige

Zentimeter. Die Zellen dieser Streifen also, die mehr als ca. 2—4 cm vom Wasserspiegel entfernt waren, konnten auf dem Wege osmotischer Saugung nicht zu ihrem normalen Wassergehalt gelangen. Ueber ähnliche Versuche hat kürzlich Reinke (1902) berichtet: Parenchymatische Gewebe submerser Pflanzen trocknen, wenn sie einseitig in Wasser tauchen, bis auf etwa 2 mm oberhalb des Niveaus ein. — Wenn man bei derartigen Experimenten eine Verdunstung aus den nicht direkt an Wasser grenzenden Zellen ganz ausschließen könnte, so müßten sich diese freilich durch osmotische Saugung schließlich mit Wasser sättigen. Da aber bei dieser Wasserbewegung beträchtliche Widerstände zu überwinden sind, so geht sie zu langsam und genügt deshalb nur bei kleinen, wenigzelligen Organismen, die an feuchten Orten leben, also mäßig transpirieren. In größeren Pflanzen dagegen, vor allem in unseren Bäumen, wo die Steighöhe des Wassers nicht nach Zentimetern, sondern nach Metern bemessen wird, kann die Leitung des Wassers unmöglich von einer lebenden Zelle zur anderen sich vollziehen; hier müssen Leitungsorgane von besonderer Struktur und Leistung vorhanden sein, in denen ein Massentransport des Wassers erfolgen kann.

Diese Organe sind die Gefäße. Dafür sprechen zunächst einmal rein anatomische Gründe: der Inhalt der Gefäße ist wenigstens teilweise Wasser; ihre langgestreckte Form und die Kontinuität ihres Lumens auf sehr große Strecken stimmt vortrefflich zu ihrer Funktion; nicht minder gilt das für ihre Verteilung. In jeder Wurzel beginnt ungefähr in der Höhe, wo äußerlich die wasserabsorbierenden Wurzelhaare auftreten, im Zentrum die Gefäßbildung. Von diesem Punkte an gehen Gefäße nach oben und nehmen aus jeder Seitenwurzel eine seitliche Zuleitung auf; dementsprechend nimmt nach oben zu ihre Zahl und auch ihr Gesamtquerschnitt zu. Sie treten dann in den Stamm ein und es werden in jeden Ast, in jeden Zweig, in jeden Blattstiel Gefäße ausgesendet; in allen diesen Organen sind sie zu einigen wenigen Strängen vereinigt, in dem Transpirationsorgan aber, dem Laubblatt, sehen wir sie auf einmal in ganz anderer Anordnung; sie lösen sich in zahlreiche stärkere und schwächere Auszweigungen auf, die die ganze Blattlamina mit einem komplizierten Netzwerk derart durchsetzen, daß jede transpirierende Zelle entweder direkt oder durch Vermittlung ganz weniger Parenchymzellen mit einem Gefäß verbunden ist. So ist also das erreicht, was wir für notwendig erkannt haben: die Leitung von Zelle zu Zelle ist auf ein Minimum beschränkt — wenn wirklich die an ein Gefäß grenzende Zelle aus diesem Wasser aufnehmen kann.

Sehen wir uns nach physiologischen Beweisen für die Funktion der Gefäße um, so werden wir uns zunächst an die Bäume halten, weil bei diesen, entsprechend ihrer oft sehr bedeutenden Höhe, die größten Anforderungen an die Leitungsbahnen gestellt werden. Auch haben wir hier häufig am Stamme wie an den Zweigen lange Glieder, die keine seitlichen Transpirationsorgane besitzen und die durch ihre Korkhaut vor eigener Transpiration geschützt sind; in diesen findet nur eine Leitung des Wassers und keine Abgabe statt, wir werden also hier durch Kontinuitätsunterbrechungen mit Siche[illegible] leitende System feststellen können. Eine vergleichende Betr[illegible] uns nun, daß das Mark für die Wasserleitung gar nicht i[illegible]en kann: es fehlt vielfach, oder es besteht aus vertr[illegible]t

erfüllten Zellen oder es führt doch keine anderen Organe als Parenchymzellen, deren schlechte Qualifikation für die Wasserleitung wir schon kennen. Anders ist das bei der Rinde; hier fehlt es an langgestreckten und auf weite Strecken kontinuierlich verlaufenden Elementen nicht: man könnte an Kollenchymzellen, Sklerenchymzellen und Siebröhren denken. Daß aber alle diese Elemente keine Bedeutung für die Wasserleitung im Stamme haben, das zeigt der folgende einfache Versuch: Zur Unterbrechung der Kontinuität werden zwei Einschnitte rings um den Stamm herum bis aufs Holz geführt und der zwischen beiden gelegene Rindenring entfernt. Wird diese „Ringelung" in nicht allzu großer Ausdehnung angebracht und wird ferner dafür gesorgt, daß der Stamm an der entrindeten Stelle nicht austrocknet und nicht fault, so bleibt die Laubkrone lange Zeit frisch: daraus wird man schließen, daß sich die Wasserleitung im Holzkörper vollzieht. Auf die Dauer lassen sich freilich Schädigungen des freigelegten Holzkörpers nie vermeiden: dann nimmt seine Leitfähigkeit ab, und gewöhnlich stirbt die Krone nach einigen Jahren, wenn sie sich nicht durch eigene Wurzeln oberhalb der Ringelung selbständig gemacht hat. Wie lange aber trotz solcher Störungen ein Baum oberhalb des Ringelschnittes lebensfähig bleiben kann, das zeigt der Bericht Tréculs (1855) über eine Linde bei Fontainebleau, deren Gipfel 40 Jahre nach der Ringelung noch am Leben war. — Der Ringelungsversuch ist schon sehr alt (vgl. Moebius 1907); seine Beweiskraft hat er auch heute noch (Ursprung 1906).

Auch an abgeschnittenen Zweigen, die, wie allbekannt, noch lange Zeit frisch bleiben, also auch Wasser leiten, kann man ebenfalls per exclusionem leicht zu dem Resultat kommen, daß die Wasserleitung nur im Holzkörper vonstatten geht. Schneidet man das untere Ende eines solchen Zweiges derartig zurecht, daß nur die Rinde, nur das Mark oder nur das Holz mit Wasser in Berührung kommt, so sieht man im ersten und zweiten Fall den Zweig rasch verwelken; er bleibt aber lange am Leben, wenn nur der Holzkörper eintaucht. Abgeschnittene Zweige erlauben dann auch der Frage näher zu treten, welche Elemente des Holzkörpers die eigentlich leitenden sind. Wenn es auch von vornherein wenig wahrscheinlich ist, daß die Holzfasern oder das Parenchym in Betracht kommen, so fehlt uns doch noch ein direkter Beweis für die Bedeutung der Gefäße. Mehr anschaulich als exakt kann man demonstrieren, daß das Wasser in den Gefäßen und zwar im Lumen derselben emporsteigt, wenn man die abgeschnittenen Teile in Lösungen passender Farbstoffe stellt (z. B. Eosin) und dann transpirieren läßt. An der Färbung der Wände erkennt man das rasche Aufsteigen der Lösung in den Gefäßen und besonders demonstrabel wird der Versuch, wenn man durchsichtige weiße Blumenblätter benutzt, in denen dann das Netzwerk der Gefäße nach kurzer Transpiration tief gefärbt erscheint. An der intakten Pflanze können solche Versuche nicht ohne weiteres ausgeführt werden, weil die Zellen der Wurzel den Farbstoff nicht aufzunehmen vermögen, und auch an abgeschnittenen Stengeln sind gewisse Vorsichtsmaßregeln, auf die wir später zu sprechen kommen, einzuhalten. Gerade der Umstand, daß die lebenden Elemente des Holzes den Farbstoff nicht aufnehmen können, läßt Zweifel an der Stichhaltigkeit solcher Versuche zu. Denn unter diesen Umständen ist ja eine Lei der Lösung nur in den plasmafreien Gefäßen überhaupt m

ihr Eintreten beweist zwar, daß Flüssigkeiten im Gefäß aufsteigen **können**, es beweist aber nicht, daß sie in der **intakten Pflanze ausschließlich** das Gefäßlumen zum Aufstieg benutzen. Beweisender in dieser Hinsicht sind deshalb die Versuche, in denen man das Gefäßlumen durch Einlagerung fremder Substanzen verstopft und für Wasser unwegsam macht. So hat ELFVING (1882) zuerst die abgeschnittenen Pflanzenteile in leichtflüssiger Kakaobutter, ERRERA (1886) in flüssiger Gelatine eine Zeitlang transpirieren lassen, so daß diese Stoffe in den Gefäßen in die Höhe stiegen. Wurde dann durch Abkühlung für Erstarrung der eingedrungenen Massen gesorgt, so konnte ein vollkommener Verschluß des Gefäßlumens erzielt werden, und die Pflanzen welkten, wenn sie in diesem Zustand wieder in Wasser gestellt wurden, außerordentlich rasch; sie nahmen jetzt kein Wasser mehr auf, die Leitfähigkeit des Stengels war vernichtet. Bei der niederen Temperatur der verwendeten Gelatine und Kakaobutter kann eine Schädigung der lebenden Zellen nicht eingetreten sein, und dann ist also exakt erwiesen, daß die Gefäße von maßgebender Bedeutung für die Wasserleitung sind, und daß diese offenbar im **Lumen** der Gefäße erfolgt, nicht etwa, wie SACHS (1879) geglaubt hatte, in der **Membran**. Wir wollen aber hervorheben, daß trotzdem die Membran der Gefäße und auch die angrenzenden Parenchymzellen mitbeteiligt sein können; unser Versuch sagt nur aus, daß das **Gefäßlumen notwendig** ist, über eine Mitbeteiligung anderer Elemente gibt er keine Auskunft. — Wohl am schlagendsten ist ein Experiment, das zuerst von VESQUE (1883), später von KOHL (1886) und STRASBURGER (1891) ausgeführt worden ist. Man kann durch Einklemmen eines Stengels und starkes Anziehen der Klemmschraube die Gefäßlumina zusammendrücken und so zum Verschluß bringen; das Parenchym wird dabei meist vollkommen zerquetscht. Solange die Gefäße zusammengepreßt sind, ist der Stengel nicht imstande, Wasser zu leiten, aber diese Fähigkeit kehrt sofort wieder, wenn nach Aufhören der Pressung die Gefäße elastisch ihre ursprüngliche Form gewinnen, ihr Lumen also wieder öffnen. Es empfiehlt sich, diesen Versuch an Wasserkulturen oder abgeschnittenen Zweigen mit Hilfe des Potetometers auszuführen. Das Zusammenpressen der Gefäßlumina macht sich da momentan geltend, die Wasseraufnahme sinkt rasch nahezu auf Null und sofort mit Entfernung der Klemme stürzt sich Wasser, oft mit entschieden vermehrter Geschwindigkeit, in die Gefäße. Das Auf- und Zuschrauben der Klemmschraube kann mehrmals hintereinander mit entsprechendem Erfolg wiederholt werden.

Ehe wir nun den Versuch machen, den Aufstieg des Wassers genauer zu analysieren, werden wir der Frage nachzugehen haben: „wie gelangt das Wasser in die Gefäße?" In den mehrfach herangezogenen Versuchen mit abgeschnittenen Zweigen fließt es direkt in die durch den Schnitt geöffneten Gefäße oder es wird sogar eventuell durch den Luftdruck in sie eingepreßt. In der normalen Pflanze aber sind die Gefäße nach unten und nach den Seiten von lebendigem Zellgewebe umschlossen und in der Richtung nach oben stoßen sie an andere Gefäße an; soll also Wasser in sie gelangen, so muß dieses das lebende Gewebe ihrer Umgebung erst durchwandert haben. Nun haben wir in der Vorl. 3 gesehen, wie die Epidermiszellen auf osmo-[illegible]chem Wege Wasser aus dem Boden aufnehmen, und am Anfang [illegible]utigen Vorlesung haben wir festgestellt, unter welchen Umständen

Wasser von Zelle zu Zelle wandert; danach wird das von den Wurzelhaaren aufgenommene Wasser nach dem Zentrum der Wurzel wandern können, wenn dort der Zellsaft konzentrierter ist, und es wird sich so lange dorthin bewegen, bis in allen Zellen des Wurzelquerschnittes gleicher osmotischer Druck herrscht. Auf diesem osmotischen Wege gelangt dann auch Wasser in ein junges, in Anlage begriffenes und noch mit normalem Zellinhalt versehenes Gefäßglied; wenn dieses aber mit dem nächst älteren Gefäß fusioniert, dann muß rasch eine Verdünnung seines osmotisch wirksamen Zellsaftes eintreten, denn in erwachsenen Gefäßen findet sich im wesentlichen Wasser. Da frägt es sich also, wie kann aus dem Zellsaft einer Parenchymzelle Wasser in das Gefäßlumen abgegeben werden, wo man doch eher den umgekehrten Vorgang erwarten sollte. Doch ehe wir dem wie? näher nachgehen, empfiehlt es sich, die Tatsache des Vorganges selbst festzustellen.

Es ist nun nicht schwierig, die Wasserabgabe der Parenchymzellen in die Gefäße zu konstatieren. Es genügt vielfach, den oberirdischen Sproß einer krautigen Pflanze abzuschneiden, um sofort oder später aus der Wundstelle ansehnliche Saftmengen ausfließen zu sehen. Diese können nun freilich aus angeschnittenen und deshalb turgorlosen Milchröhren, Siebröhren oder ähnlichen langgestreckten Elementen, durch die Turgeszenz umliegender Parenchymzellen hervorgepreßt werden; dieser Fall interessiert uns hier nicht. Auch aus den Gefäßen könnte unter Umständen der Inhalt durch den Druck des Parenchyms ausgepreßt werden — nämlich bei jugendlichen Gefäßen; später macht die Verdickung der Wand dies unmöglich. Aber selbstverständlich kann auf diese Weise immer nur eine kleine Menge von Saft austreten. Sehen wir uns aber die Mengen von Wasser an, die Hofmeister (1862) aus dem Wurzelsystem von Urtica und Solanum nigrum austreten sah, so erhalten wir die folgenden Zahlen:

Pflanze	Zeit in Stunden	Ausgetretener Saft in cmm	Wurzelvolumen in cmm
Urtica urens	99	3 025	1350
„ „	40	11 260	1450
Solanum nigrum	48	1 800	1530
„ „	65	4 275	1900

Die Tabelle zeigt, daß die Wurzel schon in wenig Tagen ein Mehrfaches ihres Volumens an Wasser abgibt; sie muß also während der Wassersekretion andauernd neues Wasser aus dem Boden aufgenommen haben.

Aehnliche Ausscheidungen finden sich auch anderwärts und zwar nicht nur direkt aus der Wurzel, sondern auch aus dem Stamm, selbst aus Zweigen, wenn diese abgeschnitten oder bis auf das Holz angebohrt werden. Sehr bekannt ist die Erscheinung z. B. bei der Rebe, die im Frühjahr nach dem Schnitt aus den Schnittwunden „tränt“ oder „blutet“, wie der Landwirt sagt. Auch wir wollen diese Wasserausscheidung als „Bluten“ bezeichnen. Nun ist schon lange bekannt, daß der Blutungssaft mit einem oft recht beträchtlichen Druck („Blutungsdruck“, „Wurzeldruck“) von der Pflanze ausgeschieden wird. Schon die ältesten Physiologen, wie Hales (1748), haben diesen Druck im wesentlichen in derselben Weise gemessen, wie man das heute noch tut: Eine doppelt U-förmig gebogene Glasröhre wird auf dem Wurzelstumpf befestigt (Fig. 13), mit Wasser unmittelbar über

der Schnittfläche gefüllt und dann mit Quecksilber abgesperrt; aus der Höhe, bis zu welcher dieses dann steigt, kann man den Wurzeldruck berechnen.

Unsere nächste Aufgabe wird es nun sein, Qualität, Quantität und Druck des Blutungssaftes genauer kennen zu lernen.

Unterwirft man den aufgefangenen Blutungssaft der Analyse, so zeigt sich, daß er aus Wasser besteht, in dem stets organische und anorganische Stoffe, jedoch in sehr verschiedener Menge, gelöst sind. Die sehr verdünnten Blutungssäfte der Kartoffel, der Sonnenblume und der Rebe enthalten 1 bis 3 ‰ feste Substanz in Lösung, und davon ist bei der Rebe $^2/_3$, bei der Sonnenblume $^1/_2$, bei der Kartoffel $^1/_3$ organischer Natur. Die anorganischen Salze der Blutungssäfte sind dieselben, wie sie auch sonst in der Pflanze gefunden werden, unter den organischen Verbindungen sind unter anderem Säuren, Eiweiß und vor allen Dingen Zucker gefunden worden. In den konzentrierten Blutungssäften prävalieren die Zuckerarten ganz bedeutend: bei der Birke fand man 1,4—1,9 Proz., bei Acer platanoides 1,2—3,2 Proz., bei Acer saccharinum 3,6 Proz., bei Agave americana gar 8,8 Proz. Zucker (SCHRÖDER 1869).

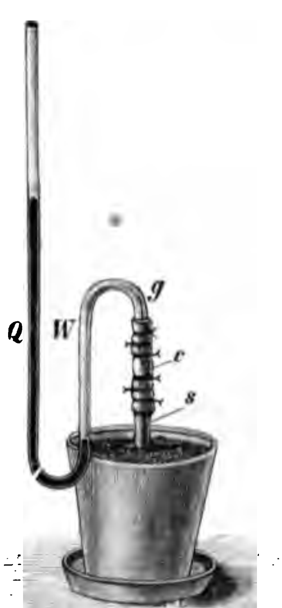


Fig. 13. Auf den Stengelstumpf *s* einer Dahlia ist mittels Kautschukschlauch *c* das Glasrohr *g* aufgesetzt, das zunächst mit Wasser (*W*), dann mit Quecksilber *Q* gefüllt ist. (Aus Bonner Lehrbuch.)

Die Menge des Blutungssaftes, die pro Tag ausgegeben wird, schwankt recht beträchtlich; bald beträgt sie nur wenige Tropfen, bald mehrere Liter. Es wird nicht ohne Interesse sein, in einer kleinen Tabelle die beobachteten Maxima der Blutungsmengen zusammenzustellen (vgl. PFEFFER Phys. I, 240; WIELER 1893, MOLISCH 1898).

Pflanze	Beobachter	Menge pro Tag in Litern
Vitis aestivalis	(CLARK)	0,227
Vitis vinifera	(CANSTEIN)	1,0
Arenga saccharifera	(SEMLER)	3,0
	(MOLISCH)	4,6
Birke	(WIELER)	5,1
Ostrya	(CLARK)	5,6
Birke	(CLARK)	6,8
Agave americana	(HUMBOLDT)	7,5
Phoenix dactylifera	(SEMLER)	8—10[1]
Musanga	(LECOMTE)	17,0[2]
Caryota urens	(SEMLER)	50,0[1]

Der maximale Ausfluß wird gewöhnlich nicht sofort nach Anbringen der Wunde erreicht, meist tritt eine allmähliche Steigerung und später wieder eine Abnahme ein, ohne daß man dafür äußere

1) Ob SEMLERS A[illegible] sind, muß dahingestellt sein. MOLISCH hat keine so großen Z[illegible]

2) Berechnet n[illegible] n.

Ursachen finden könnte. Sehr deutlich zeigt sich dieses An- und Abschwellen in zahlreichen Tabellen BARANETZKYS (1873) sowie auch in der folgenden Zahlenreihe, die MOLISCH (1898) für Arenga saccharifera gibt. Notiert sind die Ausflußmengen in ccm für 14 Tage:

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Tag	440	500	1500	1400	1300	2050	1640	—	—	—	—	—	—	—
Nacht	675	1080	2175	2900	3350	1350	—	—	—	—	—	—	—	—
Zus. i. 24 Std.	1115	1580	3675	4300	4650	3400	—	1440	3600	2500	1140	700	175	0

Betrachtet man die in 24 Stunden produzierten Saftmengen, so sieht man hier in der Tat eine allmähliche Zunahme bis zum Maximum am 5. Tag, sodann aber eine Abnahme, bis am 14. Tag Null erreicht ist. Dabei ist aber zu bemerken, daß die Abnahme keineswegs ganz gleichmäßig erfolgt; vielmehr weist der 9. Tag ein zweites Maximum auf. Dieses zweite Anschwellen könnte ja durch äußere Umstände veranlaßt sein; indes kehren derartige Unregelmäßigkeiten, meist sogar noch viel auffallendere in allen Versuchen wieder, auch in den im Laboratorium unter möglichst gleichmäßigen Bedingungen angestellten, so daß man wohl annehmen darf, die Pflanze arbeite aus inneren Gründen ungleich. — Die Tabelle lehrt außerdem noch etwas anderes: die Ausflußmengen am Tag stehen denen der Nacht bedeutend nach.

Große Verschiedenheiten zeigen sich wieder in der Dauer des Saftausflusses nach Anbringen der Wunde. So dauert die Sekretion bei den Palmen manchmal 2—3 Monate, bei Arenga mehrere Jahre, und für Agave americana, deren Saft gerade so wie der der Palmen zur Bereitung eines alkoholischen Getränkes dient, gibt schon HUMBOLDT 4—5 Monate als Blutungsdauer an. Geringer ist diese bei unseren einheimischen Bäumen (1 Monat) und am geringsten bei kleinen Pflanzen. Für letztere werden meist einige Tage angegeben, doch ist wohl diese untere Grenze der Blutungsdauer nicht als genau bestimmt zu betrachten. Es treten nämlich an der Schnittfläche, sowohl durch die Tätigkeit der Pflanze, wie durch Bakterien, häufig Veränderungen ein, die eine Verstopfung der Gefäßlumina herbeiführen und damit dem Wasseraustritt ein Ziel setzen. Erneuert man die Schnittfläche, so kann man nicht selten den Wiederbeginn des Blutens konstatieren. Diese Erneuerung der Schnittfläche ist aber gewiß nicht bei allen Versuchen ausgeführt worden. Uebrigens muß ja in einem isolierten Wurzelstumpf früher oder später die Wassersekretion notwendig aufhören, weil er ohne die Ernährung durch die Blätter zugrunde geht.

Da die Dauer des Blutens und die tägliche Ausflußmenge spezifisch und individuell bedeutende Differenzen zeigt, so ist die Menge des ganzen, in einer Blutungsperiode produzierten Saftes eine sehr verschieden große. Enorme Zahlen werden, wie begreiflich, für die lange und intensiv blutenden Palmen und Agaven angegeben. Agave soll nach HUMBOLDT rund 1000 Liter produzieren, ein einzelner Blütenstand von Arenga müßte nach SEMLER etwa 250 Liter geben, während MOLISCH (1898) nur 18—29 Liter bekam. Solche und größere Mengen liefern auch einheimische Pflanzen; WIELER (1893) erhielt z. B. von einer Birke in 8 Tagen 36 Liter.

Was nun endlich den Blutungsdruck betrifft, so hat WIELER (1893, 122) eine Zusammenstellung der zahlreichen Bestimmungen über

die maximale Druckhöhe gegeben. Indem wir auf sie verweisen, geben wir hier nur einige wenige Daten. Niedrige Drucke sind bei krautigen Pflanzen gefunden: Petunia 7 mm Quecksilber, Chenopodium 16 mm; Ricinus gibt schon 334, Urtica dioeca 462 mm; bei der Rebe fand man 900—1100 und endlich bei der Birke 1038, Clark bei Betula lenta sogar 1924 mm. In Atmosphären ausgedrückt, hat Ricinus rund $^1/_2$, Betula lenta $2^1/_2$ Atm., und das dürften die größten Drucke sein, die durch die „normale" Blutung der Wurzel erreicht werden können. Unter gewissen Umständen, auf die wir alsbald zu sprechen kommen, sind aber auch noch viel höhere Drucke zur Beobachtung gelangt. So hat Figdor (1898) in Stämmen tropischer Bäume, Boehm (1892) und Molisch (1902) bei einheimischen Bäumen Drucke bis zu 6 und 8 Atm. gemessen.

Wie die Ausfluß m e n g e allmählich steigt, so ist auch der Blutungs-d r u c k nicht von Anfang an in maximaler Höhe entwickelt, sondern er nimmt allmählich zu und später, ebenfalls allmählich, wieder ab. Den periodischen Schwankungen in der Ausflußmenge entsprechen auch periodische Druckschwankungen; man hat neben unregelmäßigen auch solche mit täglicher und solche mit jährlicher Periode beobachtet. Wenn man auch vermuten muß, daß die gleichartigen Aenderungen in der Ausflußmenge und im Druck von den gleichen Ursachen herrühren, so darf man doch nicht glauben, es beständen zwischen Druck und Menge andere nähere Beziehungen. Es kann bei geringem Druck viel Wasser ausgeschieden werden, es kann auch umgekehrt bei hohem Druck wenig Wasser geliefert werden. Das letztere ist der Fall bei den gerade erwähnten, besonders hohen Drucken (Molisch 1902), wo offenbar nur einige wenige Zellen an der Wasserausscheidung beteiligt sind. Zu dem hohen Druck kann es hier kommen, weil diese Zellen von ihrer Umgebung jedenfalls durch wasserundurchlässige Schichten getrennt sind. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß auch in einer gewöhnlichen Wurzel einzelne Zellen mit ähnlicher Energie Wasser ausscheiden; da aber andere Zellen bei diesem Druck schon Wasser durchfiltrieren lassen, so bekommen wir mit Hilfe des Manometers nur die Resultante aus Sekretion und Filtration und können die maximale Leistung der Einzelzelle nicht erkennen.

Sehr auffallend war es von jeher, daß mehrere Manometer, die in e i n e m Stamm in verschiedener Höhe angebracht sind (Brücke 1844), durchaus nicht immer eine regelmäßige Abnahme des Druckes von unten nach oben bemerken ließen, und daß auch die Druckschwankungen im einzelnen Manometer vielfach unabhängig von denen der anderen verliefen. Diese Erscheinung findet ihre Erklärung darin, daß erstens der Blutungsdruck nicht nur in der Wurzel entstehen kann, sondern auch an beliebigen anderen Stellen in der Pflanze, im Stamm, in Blättern, in Blütenständen etc., und daß zweitens solche Stellen nicht in unbehinderter Kommunikation miteinander stehen. Warum aber z. B. im Holzkörper eines Baumes zwischen zwei benachbarten Stellen die Kommunikation keine offene ist, das werden wir bald (S. 65) erfahren, wenn wir uns jetzt zu den äußeren Bedingungen des Blutens wenden.

Die erste und allgemeinste Bedingung des Blutens ist das Vorhandensein lebender Zellen in der Umgebung der Gefäße. Abtöten der Pflanze hebt das Bluten dauernd auf, und gewisse Einflüsse, die die Lebenstätigkeit der Pflanze lahmlegen, ohne zum Tod zu führen,

daß ein besonders hoher Blutungsdruck nötig ist, erstens um das Wasser bis in die Zweigspitzen zu pressen, zweitens um die Widerstände zu überwinden, die seinem Austritt an den Blattnarben noch entgegenstehen.

Was bei den Bäumen als Seltenheit vorkommt, das ist bei vielen krautigen Pflanzen Regel: unter günstigen Bedingungen, vor allem bei starker Bodenfeuchtigkeit und bei gehemmter Transpiration, also besonders des Nachts, wird hauptsächlich wohl durch die Tätigkeit der Wurzel in das ganze Gefäßsystem dieser Pflanzen Wasser mit solcher Gewalt eingepreßt, daß an Orten geringeren Filtrationswiderstandes eine Ausscheidung in Tropfenform erfolgt. Ein berühmtes Beispiel für diese Erscheinung liefern die Blätter von Colocasia antiquorum, und auch bei anderen Aroideen, z. B. bei Remusatia vivipara läßt sich ähnliches beobachten. Die Tropfen werden hier ausschließlich an der Blattspitze ausgeschieden und folgen einander sehr rasch. Für Colocasia haben wir eine ausführliche Schilderung des Vorgangs durch Molisch (1903) erhalten. Beim unentwickelten Blatt werden bis zu 163 kleine Tröpfchen in der Minute mit solcher Gewalt aus der Blattspitze herausgepreßt, daß sie weithin fliegen; am älteren Blatt fallen größere Tropfen bis zu 190 in der Minute einfach zu Boden. Es kann ein einzelnes Blatt im Maximum 100 g Wasser in einer Nacht liefern. In der ausgeschiedenen Flüssigkeit lassen sich nur Spuren von organischer Substanz und Asche nachweisen.

Im wesentlichen die gleiche Erscheinung, meist nur dem Grad nach von der bei Colocasia beobachteten verschieden, findet man nun auch bei zahlreichen einheimischen oder bei uns kultivierten Pflanzen. Nach warmen Nächten bemerkt man an der Blattspitze, den Blattzähnen, nur selten auch an anderer Stelle der Blätter kleine, wie Tautröpfchen aussehende Wassertropfen. Daß sie ihre Entstehung der Pflanze selbst und nicht etwa dem Tau verdanken, ist leicht nachzuweisen; es genügt hier, hervorzuheben, daß sehr häufig nur die jüngeren Blätter die Tropfen tragen, während Tautropfen doch ebensogut auch an älteren entstehen müßten. Diese Wassertropfen vergrößern sich allmählich, fallen auch ab und werden durch neue ersetzt, aber niemals werden wohl so große Flüssigkeitsmengen wie bei Colocasia sezerniert. Bekannte Beispiele für Tropfenausscheidung liefern die Blattspitzen der Gräser, die Blattzähne von Fuchsia, Alchemilla, Brassica, Kartoffel. Tropaeolum, Phaseolus, viele Urticaceen und Moraceen scheiden nicht nur am Blattrand, sondern auch auf der Blattfläche Wasser aus.

Diese Wasserausscheidung wird durch besondere Organe, die sog. „Hydathoden“ vermittelt. Meistens sind dies Spaltöffnungen, die sich durch besondere Größe, vielfach auch durch Unbeweglichkeit der Schließzellen von den gewöhnlichen Organen dieser Art unter[illegible] und deshal[illegible] den besonderen Namen „Wasserspalten“ er[illegible]ten. Si[illegible] sich einzeln oder zu mehreren an den [illegible] die W[illegible]ausscheidung erfolgt, und durch sie verläßt [illegible] in einem der „Atemhöhle“ (vgl. S. 47) [illegible]melt hat, die Pflanze. Gewöhnlich sind [illegible] Enden [illegible]bündel, welche in Beziehung zu den [illegible]den“ [illegible] einfachsten Fällen (Gräser und Vicia [illegible] die letzten Tracheiden

unmittelbar unter der Atemhöhle hinlaufen; manchmal grenzen kleine Oberflächenstücke derselben direkt an diesen großen Interzellularraum an, anderwärts sind sie durch sehr locker aneinander gereihte gewöhnliche Parenchymzellen von ihm getrennt. Das Wesentliche ist

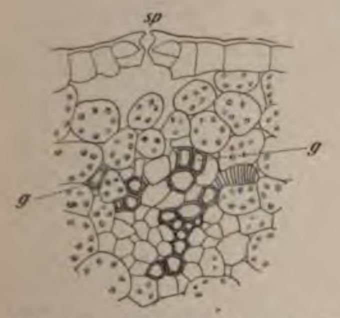


Fig. 14. Wasserspalte von Vicia Faba im Querschnitt. *sp* die Spaltöffnung. *g* Gefäße, die an Interzellularen angrenzen. (Nach HABERLANDT, 1895, Taf. 3.)

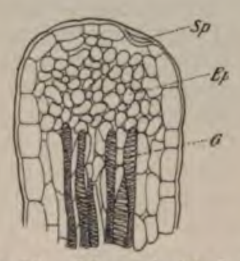


Fig. 15. Längsschnitt durch den Blattzahn von Primula sinensis. *Sp* Spalte. *Ep* Epithem. *G* Gefäße. (Nach HABERLANDT, 1895, Taf. 4.)

das Auftreten von Lücken zwischen den Zellen, während ja sonst das die Gefäße umgebende Parenchym lückenlos schließt. In den weiter entwickelten Organen, wie wir sie z. B. bei Fuchsia und Primula (Fig. 15) finden, weichen die Tracheiden am Ende des Bündels pinselförmig auseinander, und zwischen sie tritt ein Parenchym, das auch den ganzen, nicht unbedeutenden Raum zwischen Bündelende und Wasserspalte erfüllt. Dieses Parenchym (Epithem; *Ep* Fig. 15) ist viel kleinzelliger als das Mesophyll und von diesem manchmal durch eine verkorkte Scheide getrennt; die einzelnen Zellen lassen zwischeneinander auch hier deutliche interzellulare Lücken, die übrigens, auch wenn keine Sekretion erfolgt, immer mit Wasser erfüllt zu sein scheinen.

Bei den genannten Pflanzen (vielleicht mit Ausnahme der Urticaceen und Artocarpeen) spielen die Epitheme lediglich die Rolle eines Filters. Nur wenn ein positiver Blutungsdruck in den Gefäßen entwickelt wird, tritt Wasserausscheidung ein, und diese erfolgt am Orte des geringsten Widerstandes; das Wasser verläßt die Tracheiden, tritt in die Interzellularen des Epithems und gelangt so schließlich ins Freie. Dementsprechend fördern dieselben äußeren Umstände, die den Blutungsdruck steigern, auch die Tropfenausscheidung, und man kann diese durch genügende Wärme, Feuchtigkeit des Bodens und der Luft auch zu Zeiten hervorrufen, wo sie normalerweise an der Pflanze nicht beobachtet werden können. Daß wirklich der im Gefäßsystem herrschende Druck Ursache der besprochenen Erscheinung ist, das hat man schon lange dadurch erwiesen, daß auch an abgeschnittenen Zweigen Tropfenausscheidung erzielt werden kann, wenn man in ihre Schnittfläche Wasser mit einem Druck von ca. 20 cm Quecksilber einpreßt. Nimmt man statt Wasser einen in Wasser gelösten Farbstoff, der in das Plasma nicht eindringen kann (MOLL 1880), so sieht man diesen Farbstoff unverändert aus dem Blattzahn herauskommen; ein Zeichen dafür, daß die Epi-

theme nicht mit ihren lebenden Zellen an der Filtration beteiligt sind. Und vielleicht noch schärfer hat HABERLANDT (1894) das erwiesen; denn er zeigte, daß auch nach Abtöten des Epithems, z. B. durch Sublimat, die Wasserausscheidung ungehindert fortdauert. Dagegen fand HABERLANDT bei den Urticaceen und Artocarpeen die Wasserausscheidung nach Tötung der Epitheme sistiert und deshalb schrieb er hier den Epithemen eine ganz andere Funktion zu; sie sollen „aktiv" Wasser auspressen. Andere Autoren (z. B. SPANJER 1898), konnten dies nicht bestätigen, und so ist es zur Zeit zweifelhaft, ob neben „Filtrations"epithemen auch „aktive" Epitheme existieren.

Dagegen ist die Existenz „aktiver" Hydathoden sichergestellt. Es sind nämlich vielfach Epidermiszellen, namentlich solche, die in Haare auswachsen, als Hydathoden erkannt worden. Als Beispiel seien die in den Blatthöhlen von Lathraea (GOEBEL 1897, HABERLANDT 1897) vorkommenden Trichome und besonders die Drüsenhaare vieler Insektivoren genannt. Schon der Umstand, daß ein direkter Gefäßbündelanschluß zu diesen im allgemeinen nicht hergestellt ist, läßt den Wasseraustritt durch einfache Filtration hier unmöglich erscheinen. Die Wasserversorgung dieser Haare geschieht also offenbar auf osmotischem Wege, und die Tätigkeit ihrer Zellen ist die gleiche, wie bei den Parenchymzellen der Wurzel, die Wasser in die Gefäße pressen; ein Unterschied zwischen beiden ist also nur in der Lage im Pflanzenkörper gegeben, und wir wollen alle Organe, die einseitig Wasser auspressen, „Wasserdrüsen" nennen.

Wir bezeichneten oben den Saft, der aus den Blattspitzen von Colocasia hervorquillt, seiner chemischen Beschaffenheit nach als „Wasser". Trifft diese Benennung auch bei Colocasia zu, so stimmt sie bei anderen Hydathoden, und zwar sowohl bei passiven wie bei aktiven, durchaus nicht immer. Sehr häufig kommt z. B. ein Gehalt von kohlensaurem Kalk zur Beobachtung, der dann nach Verdunstung des Wassers einzelne Kristalle oder eine ganze Kalkkruste bildet. Beispiele liefern die Filtrationshydathoden der Saxifragaarten, deren in einer Vertiefung sich bildende Kalkschüppchen ja bekannt genug sind; von aktiven Hydathoden kommen namentlich die eben genannten Haare von Lathraea in Betracht. Bei diesen muß also das Protoplasma für Kalksalze permeabel sein, und entsprechend zeigt sich in anderen Fällen eine Permeabilität für andere Stoffe. So finden sich bei manchen Tamaricaceen und Plumbagineen eigentümliche Drüsen, durch deren Tätigkeit diese Pflanzen mit einer grauen Salzkruste, die hygroskopisch Wasser ansaugt, überdeckt werden (MARLOTH 1887). Haare, die saure Flüssigkeiten abscheiden, sind mehrfach beschrieben, so von STAHL (1888) bei Cicer arietinum, Circaea lutetiana und Epilobium hirsutum, und in größerer Verbreitung finden sie sich bei den Insektivoren, wo die Sekretion von Säure neben der eines eiweißlösenden Enzyms stattzufinden pflegt (vgl. Vorl. 14). Auch bei vielen Pilzen, sowohl einzelligen, wie Pilobolus, als auch vielzelligen (Penicillium, Peziza sclerotiorum, Merulius lacrymans, Claviceps purpurea) hat man Tropfenausscheidungen beobachtet, die sich nicht selten reich an organischer Substanz, z. B. Oxalsäure und Zucker erwiesen. Zuckerausscheidung findet sich außerdem bei höheren Pflanzen sehr häufig in den sog. Nektarien, die vor allen Dingen in den Blüten, doch auch in der vegetativen Region vorkommen.

Wenn wir jetzt den Versuch machen, der einseitigen Auspressung von Flüssigkeit aus Pflanzenzellen ein gewisses Verständnis abzugewinnen (vgl. PFEFFER 1892), so werden darüber keine Zweifel bestehen, daß wir es mit einem osmotischen Phänomen zu tun haben. Es ist aber klar, daß die verschiedenen Fälle nicht alle den gleichen Ursachen zugeschrieben werden können oder müssen, da doch das Produkt der Sekretion vom reinen Wasser bis zur recht konzentrierten Zuckerlösung variiert. Halten wir uns zunächst an solche Zellen, die sehr substanzarme Säfte produzieren, so können wir die Annahme machen, sie besäßen ein für die in der Vakuole gelösten Körper vollkommen impermeables Protoplasma; dann ist die Frage, wie kann aus einer solchen turgeszenten Zelle einseitig Wasser ausgepreßt werden? An der gewöhnlichen Zelle ist der durch die Osmose bewirkte Einstrom von Wasser allseitig geradé so groß, wie der durch Gegendruck der Membran erzeugte Ausstrom (S. 17); soll nun an einer bestimmten Stelle mehr Wasser ausströmen, als an derselben eintritt, so muß dafür an anderer Stelle mehr einfließen als austritt. Zur Erklärung dieses differenten Verhaltens der verschiedenen Seiten der Zelle nahm man früher wohl differente Qualitäten der Plasmamembran an, da man glaubte, die Höhe des osmotischen Druckes sei von der Qualität der Plasmamembran abhängig. Wäre nun die eine Hälfte einer Zelle aus einer Membran gebildet, die einen niedrigeren osmotischen Druck gibt als die andere Hälfte, so müßte auf ihrer Seite tatsächlich fortwährend Wasser ausfließen. Indes die Grundannahme hat sich als irrig erwiesen: wie PFEFFER (1890 S. 303) gezeigt hat und wie nach der kinetischen Theorie des osmotischen Druckes selbstverständlich ist, hängt die Druckhöhe nur von der Zahl der gelösten Moleküle, bezw. Ionen ab und nicht von der Qualität des Plasmas: es muß also eine chemisch und physikalisch differente, insbesondere auch eine dünne oder eine dicke Niederschlagsmembran, so lange sie impermeabel ist, immer denselben Druck geben. Physikalisch korrekt ist dagegen eine Vorstellung, die wir PFEFFER (1877) verdanken. Wenn in der Zelle an verschiedenen Punkten differente Konzentrationen des Zellsaftes bestehen, so muß auf der Seite der höheren Konzentration der Einstrom den Ausstrom noch überwiegen zu einer Zeit, wo auf der anderen Seite schon Gleichheit zwischen beiden besteht; die Folge ist also einseitiger Wasseraustritt und dieser vermag sich mit einem Druck zu vollziehen, der dem Unterschied in den beiderseitigen Konzentrationen in der Zelle entspricht. Ein solcher Konzentrationsunterschied wäre im physikalischen Experiment nicht zu erhalten, da ja notwendig auf dem Wege der Diffusion ein Ausgleich stattfinden muß; wenn er also in der Pflanze hergestellt und erhalten wird, so muß man sich darüber klar werden, daß dazu ein Energieaufwand nötig ist, wie ihn ja die lebenstätige Zelle jederzeit liefern kann, der physikalische Apparat (die PFEFFERsche osmotische Zelle) nicht. Damit stimmt dann auch, daß die einseitige Wasserauspressung sofort sistiert wird, wenn wir die Zellen durch Sauerstoffentziehung oder durch Chloroform zu nicht lebenstätigen, rein physikalischen Apparaten herabdrücken.

Eine ganz andere Vermutung über die Ursache einseitiger Wasserausscheidung hat GODLEWSKI (1884) gewonnen. Er nimmt fortdauernde Schwankungen der osmotischen Druckhöhe an, indem osmotisch wirksame Substanz verschwinden und wieder neu gebildet werden

soll. Bei jeder Senkung des osmotischen Druckes kommt es zu einer Wasserauspressung durch Kontraktion der elastisch gespannten Zellwand, und wenn solche Kontraktionen in längeren oder kürzeren Zeiträumen aufeinander folgen, so macht die Zelle geradezu Pulsationen. Obwohl diese Vorstellung manches für sich hat, so scheint sie uns doch nicht ganz richtig zu sein; denn erstens ist nicht einzusehen, warum bei diesen Pulsationen das Wasser nur einseitig austreten sollte, zweitens müßte doch mit der Zunahme der osmotisch wirksamen Substanz auch das vorher ausgeschiedene Wasser wieder eingesogen werden.

Eine dritte Vorstellung berücksichtigt vor allem solche Zellen, die einen an gelösten Stoffen reichen Saft ausscheiden; hierher gehört der Nektar und der zuckerreiche Blutungssaft mancher Pflanzen. Nimmt man an, es entstehe lokal aus der Membran oder auf der Membran der Zelle Zucker, so müßte dieser auf osmotischem Wege der Zelle Wasser zu entziehen. Da es WILSON (1881) gelungen zu sein schien, durch gründliches Abwaschen dieses extrazellularen Zuckers bei manchen Nektarien und auch bei Pilobolus die Sekretion zum Stillstand zu bringen, so hielt man diese Vorstellung vielfach, trotz einzelner Widersprüche, bei den genannten Fällen für bewiesen. Da aber neuerdings LEPESCHKIN (1906) in, wie uns scheint, einwandfreier Weise gezeigt hat, daß es sich bei Pilobolus nicht um eine solche osmotische Saugung handeln kann, so dürfte eine Neuuntersuchung der Nektarien angezeigt sein. Auch für einzelne Blutungsdrucke könnte man eine osmotische Saugung verantwortlich machen, die von Stoffen ausginge, die aus der Membran der Zellen oder der Gefäße entstanden sind. WIELER hat berechnet, daß der osmotische Druck des Blutungssaftes der Birke bis zu $2^1/_2$ Atmosphären steigen kann, so daß man wohl daran denken konnte, den tatsächlich beobachteten Blutungsdruck dieses Baumes als einen osmotischen zu betrachten. Und noch mehr könnte man bei den stärker zuckerhaltigen Säften von Acer, Agave und Palmen diese Möglichkeit in Anspruch nehmen. Es ist aber ganz ausgeschlossen, den Blutungsdruck allgemein als osmotischen Druck in diesem Sinne zu betrachten, denn man findet durchaus keine Proportionalität zwischen der Druckhöhe des Saftes und seiner Konzentration; insbesondere ist auf die Rebe hinzuweisen, die bei hohem Druck wenig konzentrierten Blutungssaft besitzt. Zudem hat WIELER direkte Versuche angestellt; er hat osmotisch wirksame Lösungen in die Gefäße von Wurzelstümpfen einsaugen lassen, ohne daß dadurch Bluten hätte erzielt werden können.

Uebrigens kann man schwerlich annehmen, daß so große Zuckermengen, wie sie aus Palmen und Agaven etc. gewonnen werden, aus der Membran der Zellen hervorgehen; sie müssen im Innern der Zelle erzeugt worden sein. Damit sie aber das Plasma passieren können, darf dieses nicht in dem Maße impermeabel sein, wie wir das bisher voraussetzten. Sowie wir aber eine einseitige Permeabilität des Plasmas annehmen, sind wiederum die Bedingungen der einseitigen Wasserauspressung gegeben, weil ja dadurch eine dauernde Differenz in der Konzentration des Zellsaftes an verschiedenen Seiten der Zelle gegeben ist. Wenn also die Qualitätsdifferenz der Plasmamembran an verschiedenen Stellen der Zelle in Undurchlässigkeit einerseits und partieller Durchlässigkeit andrerseits besteht, kann tatsächlich ein einseitiger Flüssigkeitsaustrieb erfolgen; man

beachte aber, daß dann niemals reines Wasser, sondern immer Zellsaft, der freilich stark verdünnt sein kann, herausfiltriert,

Zur Zeit sind wir nicht in der Lage, entscheidende Gründe für die eine oder andere Erklärungsmöglichkeit der einseitigen Flüssigkeitsausscheidung aus der Zelle zu geben, doch wird man nach Abwägung der Wahrscheinlichkeiten sich am meisten der Ansicht zuneigen, daß die Bedingung des Blutens eine Konzentrationsdifferenz des Zellsaftes an zwei Seiten der Zelle sei, die manchmal (etwa bei verdünnten Säften) durch Energieaufwand der Zelle, manchmal aber auch (bei konzentrierteren Säften) durch einseitige Permeabilität des Protoplasmas erzielt und unterhalten wird.

Die Uebersicht all der Erscheinungen, die man als „Abgabe flüssigen Wassers aus der Pflanze" zusammenfassen kann, zeigt, um wie verschiedene Vorgänge — rein physiologisch betrachtet — es sich dabei im einzelnen handelt, und deshalb kann man auch gar nicht erwarten, daß sie der Pflanze alle den gleichen oder auch nur einen ähnlichen Nutzen gewähren. Am bekanntesten ist die biologische Bedeutung der Nektarien: sie locken die Insekten an, die bei so vielen Pflanzen die Uebertragung des Pollens auf die Narbe zu besorgen pflegen. Ebenso einleuchtend ist die Bedeutung der Sekretionstätigkeit bei den (später näher zu schildernden) Insektivoren, bei denen ja das Sekret die Verdauung der eingefangenen Insekten ermöglicht und vielfach auch nur dann auftritt, wenn es Gelegenheit hat, zu wirken. Schwieriger sind die anderen oben besprochenen Fälle biologisch zu deuten. Wenn mit der Wasserausscheidung reichliche Abgabe von Kochsalz oder kohlensaurem Kalk verbunden ist, so wird man wohl annehmen können, die Pflanze entledige sich so überflüssiger oder gar schädlicher Substanzen. Den Kalk finden wir ja freilich bei vielen Pflanzen innerhalb des Körpers deponiert, entweder in den Zellen als Oxalat, oder in der Membran als Karbonat, und es ist nicht recht einzusehen, daß seine Ausscheidung einen besonderen Nutzen mit sich bringen sollte, zumal da die Kieselsäure nicht ausgeschieden zu werden pflegt; das Kochsalz dagegen kann, wie noch zu zeigen sein wird, in der Tat direkt schädlich wirken, und da bei ihm die Festlegung des wirksamen Bestandteiles, des Chlors, nicht durch Herstellung einer unlöslichen Verbindung erzielt werden kann, so begreift man den Vorteil, den die Ausscheidung gewährt. Ganz andersartig ist der Nutzen, den die Ausstoßung reinen oder fast reinen Wassers mit sich bringen kann. Hier kann die Fortschaffung von Wasser aus dem Pflanzenkörper so wenig das Ziel des Vorganges sein, wie bei der Transpiration. Wenn wir die Bedeutung dieser zum Teil in einer Beschleunigung der Nährsalzwanderung erblickten, so werden wir die Tropfenausscheidung als ein Phänomen betrachten müssen, das die Transpiration ersetzt, wo diese aus äußeren Gründen unmöglich ist. Dauernd ist die Transpiration bei den Wasserpflanzen unmöglich, für die vielfach Wasserausscheidung konstatiert ist (Weinrowski 1899, vgl. auch Pond 1905); vorübergehend wird bei vielen Landpflanzen in den Nacht- und Morgenstunden durch die Dampfsättigung der Luft die Transpiration verhindert, und zu diesen Zeiten pflegt dann auch die Tropfenausscheidung sichtbar zu werden. Immerhin können sich nur Pflanzen mit sehr reichlicher Wasserversorgung erlauben, so verschwenderisch mit diesem Stoff umzugehen. In unserer einheimischen

Kräuter, die in bela
während diese in wasserre
Lianen gefunden
durch die Hydathode
so tritt vielfach Injektion
der Angaben von LEPESCH
füllung die Tätigkeit der Blä
der Verhinderung einer derart
keit noch immer einen Vorteil
Da wohl alle Hydathoden imsta
zu absorbieren, so dürften
deutung sein.
der Wasserausscheidung nicht kom
die Pflanze nützlich sein; so hat m
die Entfaltung der Knospen im Frü
den Wurzeldruck gefördert wird. D
aber die Frage: was leistet de
Wasserleitung in der Pflanze
einmal festgestellt, daß er zu
mit Wasser führt — ob er mehr für di
wollen wir in der nächsten Vorlesung unter

Vorlesung 6.

Die Leitung des Wassers II.

festgestellt haben, wie das Wasser in die Gefäße
wir jetzt nach den Kräften, die sein Aufsteigen bis
Bäume ermöglichen. Um diese Kräfte nach Größe
einigermaßen beurteilen zu können, wird es zweck-
nächst über Richtung, Menge, Geschwindigkeit und
gehobenen Wassers Vorstellungen zu gewinnen. Die
der sich das Wasser bewegt, kennen wir freilich für
Fälle schon, es ist die Richtung von unten nach
aufnehmenden Wurzel zu den abgebenden Blättern.
von Wichtigkeit zu erfahren, daß die Strömung auch
verlaufen kann; demnach fehlen also besondere Vor-
Innern der Gefäße, die eine Wasserbewegung nur in
ermöglichten. Diese Tatsache wird wohl am besten
einen Versuch, den STRASBURGER an Rotbuchen aus-
1891, 938). Er benutzte einen Stamm, der oben mit
stamm verwachsen war und der bis zur Basis reichlich
Seitenzweige trug. Dieser Stamm wurde am unteren Ende
es waren somit seine Zweige durchaus auf das Wasser
das der Nachbarbaum aufgenommen hatte; zu den basalen
konnte sich aber das Wasser nur in der Richtung von oben
n. Alle diese Zweige blieben aber selbst nach
R, 1893) vollkommen frisch; das beweist, daß

auch die Menge des Wassers, die in verkehrter Richtung strömte, eine durchaus ausreichende war.

Ueber die Menge des Wassers, die normalerweise in einem Baumstamm geleitet wird, gibt die Größe der Transpiration Aufschluß. Freilich keinen genauen, denn ein Blick auf die welken Blätter der Pflanzen am Abend eines heißen Sommertages zeigt deutlicher als ein Experiment, daß da mehr verdunstet ist, als zugeleitet wurde. Wenn aber am nächsten Morgen die Blätter von neuem straff geworden sind, so müssen sie während der Nacht das Defizit gedeckt haben; man wird also die Wassermenge, die während 24 Stunden transpiriert wird, im allgemeinen ungefähr der in derselben Zeit gehobenen gleichsetzen dürfen. Sie wäre mit ihr identisch, wenn sich nachweisen ließe, daß der Holzkörper eines Baumes in seinem Wassergehalt keine Schwankungen zeigt; das ist indes wenig wahrscheinlich. Wir verdanken R. HARTIG (1882) höchst mühevolle Untersuchungen über den Wassergehalt des Baumstammes zu verschiedenen Jahreszeiten. Leider wurde bei jeder Bestimmung der ganze Baum gefällt, und man weiß daher nicht, wieviel von den Resultaten auf Kosten individueller Schwankungen, wieviel auf die Jahreszeit zu setzen ist. Doch wenn man sieht, daß bei der Kiefer z. B. bei einer Untersuchung 50 Proz. des ganzen Holzhohlraumes, bei einer anderen Untersuchung aber nur 25 Proz. mit Wasser gefüllt waren, so wird man wohl auch im einzelnen Stamm ähnliche Schwankungen im Wassergehalt vermuten dürfen, und es läßt sich annehmen, daß der Holzkörper einen ungeheuren Wasserspeicher darstellt, der in Zeiten des Ueberflusses (bei gehemmter Transpiration) gefüllt wird, und von dem in Zeiten der Not (bei andauernder Trockenheit) gezehrt wird. In diesem Falle ließe sich also aus der Transpirationsmenge eines einzelnen Tages durchaus kein Schluß auf die Menge des geleiteten Wassers ziehen.

Es läßt sich ferner die Transpirationsgröße eines Baumes nur wenig genau ermitteln, und selbst wenn wir auch die Zahl und den mittleren Durchmesser der Gefäße kennen, so wissen wir noch immer nicht, wie viele von ihnen an der Wasserleitung beteiligt sind. Tatsache aber ist, daß bei den gewöhnlichen Bäumen durchaus nicht der ganze Querschnitt des Holzkörpers in gleicher Weise an der Wasserleitung beteiligt ist. Es fällt von vornherein das ganze sog. Kernholz weg: denn hier sind ja die Gefäßlumina durch Thyllen und andere Verstopfungen unwegsam gemacht. Dementsprechend genügt bei typischen Kernholzbäumen (wie z. B. der Eiche) ein Einschnitt, der den ganzen Splint durchsetzt, um die Wasserleitung zu sistieren. Ja in manchen Fällen ist die Splintschicht so schmal, daß sie schon bei einfacher Rindenringelung beschädigt und wasserleitungsunfähig wird (Rhus typhina). Auf der anderen Seite gibt es aber auch Bäume, die gar kein Kernholz ausbilden, und die dann vielfach auch in älteren Holzteilen leitend bleiben. Dahin gehört z. B. die Linde, und nur so erklärt sich ihre in der letzten Vorlesung erwähnte langjährige Widerstandskraft nach dem Ringelschnitt; bei einem gewöhnlichen Kernbaum wird der unter einer Ringelstelle gelegene Splint rasch zerstört sein und der Gipfel wird dann abdorren. Wenn nun zwischen Kern und Splint eine scharfe Grenze existierte, und wenn man den ganzen Splint als gleich gut leitend, den ganzen Kern als gar nicht leitend betrachten dürfte, dann ließen sich noch annähernde Schätzungen

über den Querschnitt des tatsächlich leitenden Teiles im Holzkörper ausführen. Der Uebergang erfolgt aber ganz allmählich, und nicht selten fangen schon im 2. oder 3. Jahresring Thyllen an, die Gefäßlumina zu verstopfen (Robinia, WIELER [illegible]). Es leitet also im allgemeinen der jüngste Jahresring am besten und die Leitfähigkeit nimmt nach dem Zentrum zu immer mehr ab.

An die Berechnung der Geschwindigkeit der Wasserbewegung aus dem Querschnitt des Leitungssystems und aus der Menge des durchfließenden Wassers ist also gar nicht zu denken. Doch hat man auf andere Weise wenigstens eine gewisse Vorstellung von dieser Größe erhalten können. Sie beruht auf einer von SACHS (1878) ausgearbeiteten Methode, die sich an Versuche von MCNAB (1871) und PFITZER (1877) anschließt. SACHS ließ die Pflanzen Lithiumsalpeter durch die Wurzeln aufnehmen, nachdem er zuvor festgestellt hatte, daß diese Substanz, ohne giftig zu wirken, sehr rasch das Plasma durchdringt und in den Gefäßbahnen offenbar mit derselben Geschwindigkeit sich bewegt wie das Wasser selbst. Da Lithium für gewöhnlich nicht in der Pflanze vorkommt, andererseits aber auf spektralanalytischem Weg auch in kleinsten Spuren sicher nachzuweisen ist, so konnte die Geschwindigkeit seines Aufstieges bequem verfolgt werden. Einige „Steighöhen pro Stunde“, die SACHS so ermittelte, sind nachfolgend zusammengestellt:

Acacia lophanta	Mittel	154,0 cm
Nicotiana Tabacum		118,0 „
Musa sapientum	Mittel	100,0 „
Cucurbita Pepo		63,0 „
Podocarpus macrophylla		18,7 „

Es ist anzunehmen, daß mit diesen Zahlen weder nach unten, noch nach oben zu die extremen Größen erreicht werden.

Die Höhe endlich, bis zu welcher Wasser gehoben werden muß, ist namentlich bei gewissen Bäumen eine recht beträchtliche; besonders berühmt als Riesen der Pflanzenwelt sind Eucalyptus amygdalina mit 140—152 m und Sequoia gigantea mit 77—142 m Höhe; an sie schließen sich unter den Einheimischen die folgenden an: Abies pectinata (75 m), Picea excelsa (60 m), Fagus silvatica (44 m), Platanus und Fraxinus (30 m).

Diese Betrachtungen ergeben also leider nur ein recht betrübendes Resultat — es ist gar nicht daran zu denken, der Strömung des Wassers in der Weise näher zu treten, wie der Physiker an ein derartiges Problem herantritt, denn es fehlen dazu einige der wichtigsten Größen. Unter diesen Umständen kann demnach zurzeit von einer Theorie der Wasserbewegung in der Pflanze gar nicht geredet werden. Bei allen bisherigen Erklärungsversuchen, deren Zahl recht groß ist, hat man sich damit begnügt, nachzuweisen, daß Wasser durch die supponierten Kräfte bis zur notwendigen Höhe gehoben werden könne; ob aber die in der Zeiteinheit gehobene Wassermenge genügt, um den Transpirationsverlust zu decken, wurde nicht untersucht. Und solange eine solche Prüfung der Quantitätsfrage noch fehlt, kann man unserer Meinung nach nur von Vermutungen, nicht von Theorien reden.

Wenn wir uns nach diesen Vorbemerkungen nun doch auf eine Besprechung der Kräfte, die beim Wassersteigen mitwirken, ..., so kann es sich da nur um kritische Auseinandersetzungen

handeln, die zudem auf Vollständigkeit keinen Anspruch machen. Eine historische Aufzählung der zahlreichen Arbeiten, die sich seit HALES mit diesem Problem befaßt haben, wäre zwar interessant, würde aber zu viel Raum in Anspruch nehmen (man vgl. COPELAND 1902).

Man könnte zunächst daran denken, daß das Wasser durch eine in der Wurzel wirkende Druckkraft in die Höhe gehoben werde; daß der Blutungsdruck in diesem Sinne wirken muß, ist ja klar. Es frägt sich nur, ob die Größe dieses Druckes ausreichend ist, um Wasser in die Gipfel der Bäume zu treiben, und ob die Menge des von der Wurzel gelieferten Wassers annähernd ausreicht, um die Transpirationsverluste zu decken. In Bezug auf die letzte Frage liegen Versuche von SACHS (1873) vor. Er verglich die Menge des Blutungssaftes, der in bestimmter Zeit aus dem Wurzelsystem krautiger Pflanzen ausfloß, mit der Wassermenge, welche der abgeschnittene und in Wasser stehende Sproß in der gleichen Zeit einsaugte. Eine Wurzel von Nicotiana latissima lieferte in 5 Tagen ca. 16 ccm Blutungssaft; ihr Sproß aber nahm 200 ccm Wasser auf. Ein ähnliches Mißverhältnis ergab sich auch in allen anderen Fällen. Es ist also sehr wenig wahrscheinlich, daß die sekretorische Tätigkeit der Wurzel an sich ausreicht, das bei der Transpiration verloren gehende Wasser zu ersetzen[1]). Was nun den Blutungsdruck betrifft, so können wir — abgesehen von dem lokalen Blutungsdruck, der ja offenbar hier ganz außer Betracht bleiben muß — als sicher konstatiertes Extrem die Angabe WIELERS (1893) betrachten, nach der bei einer Birke ein Druck von 103,8 cm Quecksilber, also $1\frac{1}{2}$ Atmosphären, entwickelt wurde. Ein solcher Druck könnte, wenn wir vom Reibungswiderstand in den Gefäßen ganz absehen, Wasser auf 15 m Höhe treiben, er würde also nicht genügen, um die Spitzen des bis zu 25 m Höhe wachsenden Baumes zu versorgen. Nun ist aber in anderen Fällen und oft gerade bei hohen Bäumen (Koniferen, Morus, Fraxinus, Acer pseudoplatanus; vgl. WIELER 1893) ein Blutungsdruck gefunden worden, der nur 12, 21, 313 mm beträgt, und außerdem ist noch ganz besonders zu berücksichtigen, daß der maximale Druck nur im Frühjahr, ehe die Belaubung erscheint, nachweisbar ist. Später, bei lebhafter Transpiration, herrscht im Innern des Baumes gewöhnlich ein Druck, der geringer als Atmosphärendruck ist, ein sog. negativer Druck (vgl. S. 64 u. S. 83). Und selbst bei krautigen Pflanzen trifft das zu, denn v. HÖHNEL (1879) sah an Gräsern, die in den Morgenstunden infolge Ueberfüllung ihres Gefäßsystems Wasser in Tropfenform ausschieden, in den Mittagsstunden, bei lebhafter Transpiration, einen ansehnlichen negativen Druck. Darum können wir dem Blutungsdruck keine fundamentale Bedeutung bei der Wasserleitung zuschreiben; aber freilich, wo er vorhanden ist, muß er mit zur Hebung des Wassers beitragen.

Wenn demnach das Wasser nicht durch Druck von unten her in die Höhe gepreßt wird, so werden wir uns nach einer Kraft umsehen müssen, die am oberen Ende der Pflanze ihren Sitz hat, und die das Wasser in die Höhe saugt. Eine solche Saugkraft haben wir in der Transpiration schon kennen gelernt; sie tritt uns

---

1) Zu bedenken ist aber, daß mit dem Abschneiden des Sprosses Veränderungen in der Wurzel eingetreten sein können. Man vgl. hierzu DARBISHIRE (1905).

z. B. bei den Versuchen mit dem Potetometer deutlich entgegen. Noch viel anschaulicher aber können wir die Saugkraft demonstrieren, wenn wir transpirierende Sprosse einer langen Glasröhre luftdicht anfügen und dann die mit Wasser gefüllte und mit dem unteren Ende in Quecksilber eintauchende Glasröhre aufrichten (Fig. 16). Der Zweig fährt fort,



Fig. 16.



Fig. 17.

Wasser mit seiner Schnittfläche aufzunehmen, und in dem Maße, als dieses aus der Glasröhre verschwindet, tritt Quecksilber an seine Stelle. Die Steighöhe des Quecksilbers dient uns dann direkt als Maß für die Größe der Saugung. Es handelt sich bei dieser Saugung zunächst einmal um einen rein physikalischen Prozeß, und wir wollen diesen deshalb auch zuerst an einem physikalischen Apparat studieren. Wir verwenden eine oben glockenförmig erweiterte Glasröhre, die mit Pergamentpapier verschlossen und mit Wasser gefüllt ist (Fig. 17); ihr unteres Ende taucht in Quecksilber. Das Pergamentpapier verliert nun durch Verdunstung sein Quellungswasser und saugt dafür Wasser aus dem Rohr an; dieses wird durch Quecksilber ersetzt. Da auf der Außenseite der Membran Atmosphärendruck, auf der Innenseite aber ein um das Gewicht der Wasser- bezw. später der Quecksilbersäule verminderter Atmosphärendruck herrscht, so wird durch gewöhnliches Pergamentpapier leicht Luft ins Innere eindringen, zwischen Membran und Wasser sich ausbreiten und somit

einer weiteren Hebung von Quecksilber ein Ziel setzen. ASKENASY (1895) hat deshalb das Pergamentpapier durch einen Gipsblock ersetzt, der in feuchtem Zustand für Luft weniger permeabel ist. Wenn dann, in dem Maße als das Quecksilber höher und höher steigt, der Unterdruck im Innern des Apparates größer und größer wird, dann wird, gerade wie unter der Luftpumpe, Luft aus dem Wasser entweichen und ebenfalls ein weiteres Steigen hindern. Nimmt man aber ausgekochtes Wasser, so bekommt man ganz bedeutende Steighöhen; in Versuchen ASKENASYS (1896) z. B. stieg einmal bei 76,2 cm Barometerstand das Quecksilber im Steigrohr auf 82 cm, ein anderesmal auf 89 cm bei 75,3 cm Luftdruck.

HULETT (1903) hat den Gipsblock durch eine poröse Porzellanplatte ersetzt, in die ein Niederschlag von Ferrocyankupfer eingelagert war. Dadurch wurde die Luftdurchlässigkeit sehr herabgesetzt, und dementsprechend stieg bei einem Barometerstand von 74,4 cm das Quecksilber in der Glasröhre bis auf 111,1 cm.

Diese den Barometerstand übertreffenden Steighöhen sind auf den ersten Blick überraschend, weil sie anscheinend der Lehre vom TORRICELLIschen Vakuum widersprechen. Es frägt sich also: wie erklären sie sich, und wie weit kann theoretisch die Steighöhe gebracht werden?

Wenn wir an Stelle des verdunstenden Gipsblockes eine Luftpumpe saugen ließen, und wenn die Steigröhre anfangs mit Luft erfüllt wäre, dann würde freilich mit Erreichung der dem Atmosphärendruck entsprechenden Steighöhe ein Vakuum entstehen müssen. Zu der Bildung eines solchen in unserem Versuch dagegen müßte erst die Adhäsion zwischen Wasser und Gipsblock, Wasser und Glaswand oder die Kohäsion der Wasserteilchen überwunden werden. Daß es sich bei der Adhäsion um gewaltige Kräfte handelt, ist bekannt genug, dagegen hat man die Kohäsion des Wassers auf Grund älterer physikalischer Experimente ganz bedeutend unterschätzt, und es ist ein großes Verdienst von ASKENASY und DIXON, auf die wirkliche Größe derselben aufmerksam gemacht zu haben. Eine exakte Messung der Größe der Kohäsion steht freilich noch aus, doch können wir uns einstweilen mit den von DIXON und JOLY (1895b, S. 570) ermittelten Resultaten begnügen, nach denen ein Zug von mindestens 7 Atmosphären nötig ist, um eine Wassersäule zu zerreißen. Aller Wahrscheinlichkeit nach dürfte der wahre Wert der Kohäsionsfestigkeit des Wassers noch erheblich höher liegen. Es müßte also an einem verdunstenden Gipsblocke eine Wassersäule von 70 m Höhe oder mehr, eine Quecksilbersäule von etwa $5^1/_2$ m Höhe angehängt werden können, wenn nur keine Luft durch den Gips eintreten kann. Nach den Auseinandersetzungen von REINGANUM (1896), NERNST (1900) und HULETT (1903) müßten sogar Wassersäulen von beträchtlich größerer Länge durch Transpiration getragen werden können. — Für die in der Pflanze gegebenen Verhältnisse ist der von STEINBRINCK (1906) mit Hilfe seines „Ueberhebers“ erbrachte Nachweis von Interesse, daß auch bei lebhaft strömender Flüssigkeit eine beträchtliche Kohäsion nachzuweisen ist. Auch ein gewisser Gehalt von gelöster Luft vernichtet die Kohäsion nicht sofort (DIXON und JOLY 1894); sehr groß darf er aber zweifellos nicht sein, denn ganz allgemein wird hervorgehoben, daß ein Reißen gespannter Wassersäulen um so leichter verhindert wird, je besser die Luft aus ihnen entfernt ist.

Verwenden wir nun statt der Porzellanplatte im Versuch HULETTS eine Tonzelle, der die Niederschlagsmembran eingelagert ist, so bietet ein solcher Apparat eine große Aehnlichkeit mit den in der Pflanze gegebenen Verhältnissen: der PFEFFERschen Zelle entspricht eine Parenchymzelle des Blattes, der Glasröhre ein Gefäß. Wir nehmen an, die Zelle grenze mit der einen Fläche direkt an einen Interzellularraum, und das Gefäß, an das sie auf der anderen Seite anstößt, sei mit Wasser gefüllt, tauche am unteren Ende in Quecksilber, und seine Wand sei wie unsere Glasröhre für Luft impermeabel. Wenn dann mit dem Beginn der Transpiration der Zellsaft sich konzentriert, dann wird er Wasser aus dem Gefäß aufnehmen und das Quecksilber muß steigen. Es frägt sich nun: wie hoch? Stellen wir uns z. B. vor, das Quecksilber sei 150 cm hoch gestiegen, dann muß es zwar von der Zelle gehalten werden, das ist keine Frage; aber man darf durchaus nicht glauben, daß es die Zelle nicht beeinflusse. Es muß vielmehr eine Saugung auf sie ausüben, ganz ebenso, wie wenn wir einseitig eine osmotisch wirkende Lösung der Zelle genähert hätten. Wenn nun die Höhe des Quecksilbers noch größer wird, so kommt schließlich ein Moment, in dem diese Saugung ebenso groß ist, wie der osmotische Druck im Zellinnern. Und wenn dieser Punkt gar überschritten ist, so muß das Quecksilber wie eine plasmolysierende Lösung wirken. Nun ist aber der osmotische Druck in dem Blattparenchym ein recht hoher; EWART (1905) fand ihn oft zu 6, 8 oder gar 10 Proz. KNO_3. Im letzteren Fall würde erst der Zug von 46,7 Atmosphären = 482 m Wasser eine Plasmolyse hervorrufen. Da nun EWART (1905, S. 78) außerdem festgestellt hat, daß höher am Baum inserierte Blätter einen wesentlich höheren osmotischen Druck besitzen als tiefer inserierte, so werden eingehende Studien über die Größe dieses Druckes in verschiedenen Baumhöhen dringend nötig.

Freilich darf man die Saugung der den Zellen anhängenden Wassersäule nicht nach ihrer Länge allein bemessen, sondern auch nach der Reibung, die sie beim Sinken an den Gefäßwänden, sowie nach dem Widerstand, den sie beim Durchsetzen der lebenden Zellen der Wurzel finden würde.

Wenn wir den Versuch machen wollen, den Reibungswiderstand, den das Wasser (ebenso beim Steigen wie beim Sinken) im Holzkörper eines Baumes erfährt, zu bestimmen, so müssen wir uns notwendig zuerst näher über den Bau der Gefäße orientieren und vor allen Dingen darauf achten, in welchen Punkten diese von der Glasröhre, die uns bisher als Modell gedient hat, abweichen; wir haben also Länge, Weite und Membranbeschaffenheit der Gefäße zu studieren.

Die Länge der Gefäße ist je nach ihrer Entwickelungsweise eine sehr verschiedene. Man pflegt zwei Extreme zu unterscheiden und kann diese als Tracheen und Tracheiden bezeichnen [1]). Die Tracheiden sind weiter nichts als stark in die Länge gewachsene Zellen, die allseitig geschlossen bleiben, die Tracheen aber sind Zellzüge, bestimmter Richtung den Pflanzenteil durchziehen, und die

...lich wird der Name „Gefäß" als synonym mit „Trachee" verwendet. ... in der Benennung dem Vorschlage ROTHERTs (1899). Die kurze ...ng „Gefäß" für Tracheen und Tracheiden ist für morphologische ... Zwecke unserer Meinung nach um so unentbehrlicher, als sehr ... nicht festzustellen ist, ob Tracheiden oder Tracheen vorliegen.

durch Auflösung der Querwände ihre Lumina zu einem einzigen langen Hohlraum vereinigt haben. Im allgemeinen sind deshalb die Tracheiden kürzer als die Tracheen und auch in der Breitendimension stehen sie letzteren nach.

Typische Tracheiden (Pinus) haben einen Durchmesser von 0,03, eine Länge bis zu 4 mm. Die Tracheiden von Nelumbium (0,6 mm weit, 120 mm lang) erinnern schon an Gefäße, die vielfach einen geringeren Querschnitt als diese Tracheiden haben, dafür aber oft 2—3 m lang sind. Von der großen Länge der Tracheen kann man sich sehr gut überzeugen, wenn man durch trockene Stengel von Cobaea, deren Ende in Wasser taucht, Luft durchbläst.

Wenn wir uns nun vorstellen, daß das durch die Transpiration der Zweige verlorene Wasser in den Gefäßen in der gleichen Weise nachströmt, wie in der Glasröhre des Askenasyschen Apparates, dann werden offenbar die Tracheen weit geeigneter sein für die Wasserleitung als die Tracheiden. Denn erstens sind sie weitere Röhren als die Tracheiden, und ein bekanntes Gesetz der Physik sagt, daß die Flüssigkeitsmengen, die bei gleichem Druck durch zwei Röhren strömen, der vierten Potenz des Radius proportional sind. Zweitens sind die Gefäße nur selten von Querwänden unterbrochen, jede Querwand aber bildet einen Widerstand für die Wasserbewegung. Käme also nur der Widerstand in den Leitungsbahnen in Betracht, so wären die längsten und weitesten Gefäße offenbar die geeignetsten. Wenn wir aber bei der Mehrzahl der Pflanzen neben langen und weiten Tracheen auch enge und kurze Tracheiden finden, so werden wir vermuten dürfen, daß dieser Verschiedenheit in der Form der leitenden Elemente auch eine verschiedene Funktion entspricht. Worin die Arbeitsteilung zwischen den beiderlei Elementen liegt, das wissen wir nicht. Es ist nur bekannt, daß die Tracheiden bis zu einem gewissen Grade die Tracheen zu ersetzen vermögen. Man kann das schon daraus schießen, daß bei manchen Bäumen (Koniferen, Drimys, Trochodendron) das sekundäre Holz nur aus Tracheiden besteht; experimentell bewiesen wird es durch den Erfolg von tiefen, bis aufs Mark gehenden Einkerbungen. Die zahlreichen diesbezüglichen Versuche sind erst durch Strasburger (1891) richtig gedeutet worden. Es zeigt sich, daß in Hölzern, die nur Tracheen führen (z. B. Ficus), einige solche Einkerbungen in geeigneten seitlichen und vertikalen Abständen den Holzkörper leitungsunfähig machen, weil alle Leitbahnen unterbrochen sind. Finden sich neben Tracheen auch noch Tracheiden, oder sind Tracheiden allein vorhanden, so schaden solche Einkerbungen weniger, weil an den Stellen der Unterbrechung eine seitliche Leitung durch die Tracheiden bewerkstelligt wird. Das tritt besonders deutlich hervor, wenn man Farbstoffe aufsteigen läßt; durch Tinktion wird dann der gewundene Weg des Wasseraufstieges dargetan, während normalerweise mit der gleichen Methode ein geradliniger Wasseraufstieg demonstriert wird.

Es zeigt sich also, daß neben der Längsleitung auch eine seitliche Leitung des Wassers im Holze möglich ist. Offenbar müssen bei der seitlichen Leitung — gleichgültig, ob Tracheen oder Tracheiden dieselbe übernehmen — sehr viel mehr Wände durchsetzt werden, als bei Längsleitung. Die Wände aber stellen, so sagten wir oben, der Leitung einen gewissen Widerstand entgegen. Ehe wir diese Behauptung näher begründen, müssen wir den Bau der Gefäßwand be-

in der Lage gefunden, wie sie Fig. 19, 1 zeigt; sie kann sich im Tüpfelkanal bewegen, und im Extrem kann der Torus dem einen oder dem anderen Ausführgang des Tüpfels anliegen (Fig. 19, 3).

Nicht nur diese Hoftüpfelstruktur, sondern die Struktur der Gefäßwand überhaupt muß, das ist leicht einzusehen, für die Leitung des Wassers aus einem Nachbarelement (Parenchymzelle oder Gefäß) in ein Gefäß von Wichtigkeit sein. Wie die gewöhnliche Zellmembran, so ist auch die Gefäßwand mit Wasser durchtränkt, gequollen, sie läßt also Wasser durchpassieren, doch setzt sie selbstverständlich dem Wasserdurchtritt einen gewissen Widerstand entgegen, der caeteris paribus um so größer ausfallen muß, je dicker die Wand ist. Die Schließhäute werden also das Wasser leicht, die verdickten Stellen schwer durchlassen. Experimentelle Untersuchungen bestätigen diese a priori einleuchtende Behauptung vollauf. Sie lassen sich besonders bequem bei Koniferen ausführen, weil bei diesen das Holz nur aus sehr regelmäßig angeordneten Tracheiden besteht. Diese Tracheiden sind unter Umständen 4 mm lang, 0,03 mm breit und ebenso tief; im Querschnitt sind sie ziemlich rechteckig und so angeordnet, daß ihre Wände teils radial, teils tangential im Holzkörper verlaufen. Nur an den Radialwänden und an den zugespitzten Längsenden finden sich die Hoftüpfel, die Tangentialwände sind fast völlig frei von ihnen. Preßt man Wasser durch Koniferenholz, so wird es also in der Längsrichtung immer nur in Abständen von vier Millimeter auf eine Querwand treffen, deren Widerstand noch durch Tüpfel herabgesetzt ist: preßt man das Wasser in tangentialer Richtung durch den Holzkörper, so findet es auf der gleichen Strecke 133-mal so viel Querwände als in der Längsrichtung; in radialer Richtung endlich ist die Zahl der Querwände ungefähr dieselbe wie in tangentialer Richtung, allein es fehlen die Tüpfel. Nach diesen Angaben werden die Versuche STRASBURGERS (1891) mit frischem Edeltannenholz begreiflich erscheinen; sie lassen sich in folgender Weise zusammenfassen:

1. Eine Wassersäule von 50 cm Höhe filtriert durch ein Holzstück von 8 cm Länge in der Längsrichtung im Laufe einer Stunde vollkommen durch.

2. Drückt die gleiche Wassersäule in tangentialer Richtung auf ein Holzstück von 1—3,5 cm Länge, so sinkt sie im Laufe von zwanzig Stunden nur um 4—10 cm.

3. In radialer Richtung ist der Widerstand so groß, daß eine Abnahme des drückenden Wassers überhaupt nicht zu bemerken ist; verstärkt man den Druck, läßt man z. B. durch eine Quecksilbersäule von 50 cm Höhe Wasser radial durch ein 1,5 cm dickes Holzstück durchpressen, so sinkt diese in 24 Stunden nur um 4 cm, in 48 Stunden um 6 cm.

Diese Versuche reichen zwar nicht aus, um eine ziffernmäßige Bestimmung des Widerstandes einer verdickten Zellhaut und eines Hoftüpfels gegen die Wasserströmung auszuführen, sie zeigen aber doch, wie sehr durch den Tüpfel der Wasserdurchtritt erleichtert wird.

Unter diesen Umständen wird man sich fragen müssen, warum denn nicht die Gefäße allseits dünnwandig sein können. Man wird kaum fehl gehen, wenn man die Vorteile, die die Verdickung der Pflanze gewährt, in mechanischen Verhältnissen erblickt. Die gewöhnlichen Parenchymzellen können auch bei dünner Membran

...den Druck eine recht erhebliche Festigkeit ge-
...efäßen aber steht das im Lumen befindliche
... unter Atmosphärendruck, oder es hat sogar noch
... in seltenen Fällen größeren Druck. Wenn also
...den ein Gefäß umgeben, so würden diese imstande
...men desselben zusammenzupressen, wenn das nicht
... Festigkeit der Membran verhindert würde. Die Festig-
... durch die Dicke — auch wohl durch die sonstige physi-
... Beschaffenheit der Membran erzielt, und das Abwechseln
... verdünnten mit verdickten Stellen kann man als einen Kom-
...auffassen, der zwischen der Funktion der Gefäßwand, Wasser
durchzulassen und derjenigen zu festigen besteht: solche Kompromisse
können bei aufmerksamer Betrachtung des Pflanzenbaus sehr häufig
wahrgenommen werden. Von diesem Gesichtspunkt aus sind dann
auch die schmalen Ansätze der Verdickungsleisten begreiflich: sie
ermöglichen die Existenz breiterer Tüpfelflächen und beeinträchtigen
doch nicht wesentlich die Festigkeit (SCHWENDENER 1882 u. 1892,
ROTHERT 1899); sie werden aber auch bei Spiralgefäßen, die häufig
noch stark in die Länge wachsen, die Loslösung des Spiralbandes be-
günstigen, ohne die eine starke Streckung gar nicht möglich wäre.

Wenn wir sonach die Struktur der Gefäßwand in der Funktion der Gefäße begründet finden, so liegt es nahe, auch für die chemische Beschaffenheit derselben eine Erklärung zu suchen. Bekanntlich sind alle Gefäßwände verholzt, d. h. ihre ursprüngliche Zellulosereaktion ist durch Einlagerung von aromatischen Substanzen stark verändert. Nun wissen wir aber nichts Näheres darüber, wie sich die physikalischen Eigenschaften der Zellwand durch die Verholzung ändern, können also auch nicht sagen, ob die Gefäße durch die Verholzung für ihre Funktion geeigneter werden. Nötig ist das durchaus nicht, denn die Verholzung kommt ja nicht nur bei Gefäßen, sondern auch bei anderen Elementen vor, die mit der Wasserleitung nichts zu tun haben. Bei diesem Stand unserer Kenntnisse können wir auch nicht beurteilen, was für eine Bedeutung dem Umstand zukommt, daß die Schließhäute der Hoftüpfel in chemischer Hinsicht von der übrigen Wand differieren.

Die Tracheen haben ihren Namen nach den tierischen Organen gleichen Namens erhalten, weil sie nicht nur eine gewisse Aehnlichkeit in der Struktur mit diesen haben, sondern weil man ihnen auch gleiche Funktion zuschrieb. Es galten also lange Zeit die Gefäße als Atmungsorgane der Pflanze und dementsprechend sollten sie in ihrem Innern Luft führen. Das Irrtümliche dieser Anschauung wurde vor allen Dingen durch die Arbeiten von v. HÖHNEL (1879) und BOEHM (1879) erkannt, und seitdem steht fest, daß im Lumen der Gefäße stets Wasser enthalten ist. Zu gewissen Zeiten, nämlich bei der
...stehung der Gefäße und bei den Bäumen auch im ersten Früh-
...ein starker Wurzeldruck vorhanden ist, sind sogar die
...ollkommen mit Wasser erfüllt; erst mit dem Ein-
...piration läßt sich reichlich Luft in ihnen nachweisen.
...ese? Zwei Wege stehen ihr offen: sie kann mit dem
... ihm gelöst schon in der Wurzel in das Gefäß ein-
... sein, oder sie kann erst in höheren Teilen der Pflanze
... durchdiffundieren (vgl. CLAUSSEN 1901). In
...Luft zunächst im Füllwasser des Gefäßes

gelöst. Wenn aber mit Beginn der Transpiration eine beliebige Blattzelle dem Gefäß mehr Wasser entzieht, als nachrücken kann, dann muß sich ein Vakuum im Gefäß bilden und in dieses wird die gelöste Luft übertreten, indem sie gasförmig wird. Die so entstandene Luftblase muß einen geringeren Druck als eine Atmosphäre haben, und deshalb wird sie saugend wirken; es wird also aus dem Nachbargefäß Wasser eingesaugt werden, und dann auch hier eine Luftblase mit Unterdruck auftreten. Tatsächlich ist nun dieser „negative Druck" der Gefäßluft durch v. HÖHNEL mit Sicherheit nachgewiesen worden. Er durchschnitt Zweige von lebhaft transpirierenden Bäumen und Kräutern unter Quecksilber und sah, wie dieses durch den äußeren Luftdruck unter Ueberwindung der recht beträchtlichen Kapillardepression hoch in die Gefäßlumina hineingetrieben wurde. Die Luftverdünnung erreicht ihr Maximum während der stärksten Transpiration; sie kann aber, bei fortdauernder Wasserzufuhr durch die Wurzel, während der Nacht wieder völlig verschwinden, und die Gefäße können sich, während die Luft gelöst wird, wieder mit Wasser füllen (vgl. S. 75). Dauert die Luftverdünnung aber längere Zeit an, so tritt weitere Luft von außen durch die Gefäßwände. Ist auf diese Weise der Druck der Innenluft so groß wie der außen, so kann — wenn nicht andere Umstände (vgl. S. 87) für ein Verschwinden dieser Luft sorgen — keine völlige Wassererfüllung der Gefäße mehr eintreten, und bei weitgehender Lufterfüllung hört schließlich die Leitfähigkeit des Holzes ganz auf.

Ehe wir die Verteilung von Luft und Wasser in den Gefäßen näher betrachten, müssen wir eine Folge des Unterdrucks der Gefäßluft kurz berühren, die jedermann aus den Erfahrungen des täglichen Lebens kennt, und die auch bei physiologischen Versuchen von großer Bedeutung ist. Schneidet man einen transpirierenden Zweig ohne weitere Vorsichtsmaßregeln ab und stellt ihn in Wasser, so pflegt er rasch zu welken, weil beim Abschneiden Luft in die geöffneten Gefäße eingedrungen ist und diese je nach der Größe des negativen Druckes verschieden hoch injiziert hat. Wird aber der Zweig unter Wasser abgeschnitten, dann preßt der äußere Luftdruck Wasser in die Gefäße, und so behandelte Zweige welken nicht. Mit dem Eindringen des Wassers ist hier natürlich der negative Druck ausgeglichen, es kann sich aber ein solcher nachträglich wieder einstellen, wenn die Schnittfläche des Zweiges durch Schleim, der aus der Pflanze ausgeflossen ist, oder durch Gefäßverstopfungen, die in verschiedener Art durch die Lebenstätigkeit der Pflanze entstehen können (WIELER 1888), oder endlich durch das Auftreten von Bakterien für Wasser unwegsam geworden ist. Dann tritt bei fortdauernder Transpiration wieder Welken des Zweiges ein, dem man aber leicht begegnen kann, wenn man eine frische Schnittfläche in einiger Entfernung oberhalb der alten, wiederum unter Wasser, herstellt.

Kehren wir zu der Frage zurück, von der wir ausgingen, so ist klar, daß der negative Druck der Gefäßluft die Feststellung der Verteilung von Wasser und Luft im Gefäß erschweren muß. Wollte man die Untersuchung an beliebigen Zweigstücken ausführen, so würde man in der Regel gänzlich unbrauchbare Resultate bekommen, weil ja beim Abschneiden die basalen Teile des Zweiges mit Luft injiziert werden. Es empfiehlt sich deshalb, mit einer Doppelschere den Zweig an zwei Stellen gleichzeitig zu durchschneiden, oder aus

Baumstämmen mit dem PRESSLERschen Zuwachsbohrer Bohrzylinder zu entnehmen: in beiden Fällen kann dann Luft, Oel oder Quecksilber von beiden Seiten gleichzeitig in die Gefäßlumina eindringen, und dadurch werden die ursprünglich vorhandenen Luftblasen, die mit Wassertropfen abwechseln, nach den mittleren Partien des Präparates gedrängt, wo dann nicht nur die Länge der mit Luft bezw. mit Wasser erfüllten Partien gemessen, sondern auch die anfängliche Luftverdünnung leicht festgestellt werden kann. — Die Luftverdünnung geht nach SCHWENDENER (1886) gewöhnlich nur bis zu $1/3$ Atmosphäre, selten werden Werte von $1/4$ bis $1/5$ Atmosphäre und wohl nie kleinere Werte erreicht. Während in den Tracheiden unter Umständen nur eine einzige Luftblase in der Mitte auftreten kann, die das Wasser an die beiden spitzen Enden drängt, findet man in den Tracheen stets zahlreiche Luftblasen, die von Wassersäulchen getrennt sind, sog. JAMINsche Ketten. Aufeinanderfolgende Luftblasen und Wasersäulchen können nicht unbeträchtliche Größendifferenzen aufweisen: im Durchschnitt sind nach SCHWENDENER die Luftblasen 0,3, die Wassersäulen 0,2 mm lang. (Aehnliche Angaben bei EWART 1905, S. 76.) In einem solchen System muß offenbar die Wasserbewegung wesentlich anders erfolgen als in kontinuierlich mit Wasser erfüllten Röhren.

Es ist nun eine sehr wichtige Frage, die zweifellos experimentell gelöst werden kann, ob nur Gefäße mit völliger Wassererfüllung als leitende Elemente funktionieren, oder ob auch in den Luft-Wasserketten ein Wasseraufstieg erfolgt. Die Beobachtungen STRASBURGERS zeigen, daß in der Peripherie des Stammes der Luftgehalt der Gefäße geringer ist als im Zentrum, und daß die jüngsten Jahresringe ganz luftfrei sein können. Wenn es gelänge nachzuweisen, daß das allgemein so ist[1], dann wäre eine gewichtige Stütze für die „Kohäsionstheorie" gewonnen; man könnte daran denken, daß die Kohäsion des Wassers die hohe Steighöhe in der Pflanze ermöglicht. Aber freilich bewiesen wäre diese Ansicht nicht. Wir verlangen ja von einer Theorie der Wasserbewegung nicht nur den Nachweis, daß Wasser in der supponierten Weise zu einer gewissen Höhe gehoben werden kann, sondern auch, daß es sich in genügender Menge so hoch bewegen kann. Lehrreich sind in der Beziehung die Erfahrungen, die man früher gemacht hat, als man den Wasseraufstieg durch Kapillarität erklären wollte. Es ist ja bekannt, daß der konkave Meniskus, der sich beim Eintauchen einer Glasröhre in Wasser bildet, eine geringere Oberflächenspannung hat als eine ebene Wasserfläche, und daß deshalb in einer Kapillare das Wasser über das Niveau der Umgebung emporsteigt. Die Steighöhe hängt nun von der Krümmung des Meniskus, diese von dem Durchmesser der Röhre ab, und es ist leicht einzusehen, daß man in genügend engen Kapillaren beliebig große Steighöhen erzielen kann. Betrachten wir die Hohlräume einer pflanzlichen Membran, die nach dem Aufquellen mit Wasser erfüllt sind, als Kapillaren unter der Größe der mikroskopischen Wahrnehmung — und gegen diese Annahme läßt sich nicht viel einwenden — dann müßten die höchsten Bäume auf dem Wege des kapillaren Aufstieges mit Wasser versorgt werden können. NÄGELI (1866) und

1) Nach E[illegible] thalten auch die jungen Gefäße Luft. Seine Beobachtungen bedü[illegible]los noch der Bestätigung.

STRASBURGER (1891) haben aber gezeigt, daß ein derartiger kapillarer Wasseraufstieg nicht entfernt hinreicht, um den Transpirationsverlust zu decken. Obwohl also das in Rede stehende Erklärungsprinzip rein physikalisch durchaus richtig ist, so kommt es doch für die in der Pflanze gegebenen Verhältnisse nicht in Betracht. Aehnlich könnte es sich aber auch mit der Kohäsionshypothese verhalten.

Nach unseren gegenwärtigen Kenntnissen müssen wir jedenfalls mit der Möglichkeit rechnen, daß der Wasseraufstieg sich entweder ausschließlich oder doch zum Teil in den Gefäßen vollzieht, die Luftwasserketten enthalten. Eine große Literatur, auf deren Besprechung wir nicht eingehen können, behandelt nun bald in exakter (SCHWENDENER 1893, STEINBRINCK 1894), bald in mehr phantasievoller Weise das Problem, wie in einer solchen Leitungsbahn allein durch die Saugkraft der Transpiration Wasser eventuell bis zu 150 m Höhe gehoben werden kann, wobei zum Teil angenommen wird, die Luftblasen ständen fest, zum Teil auch, sie bewegten sich mit den Wassersäulen. Ein sicheres Resultat hat sich dabei nicht ergeben; nicht einmal darüber herrscht Klarheit, ob der Transpiration allein überhaupt eine solche Leistung zugeschrieben werden kann; oder ob andere Kräfte unterstützend eingreifen müssen. Eine der neuesten Publikationen auf diesem Gebiet, die nicht in erster Linie theoretische Betrachtungen sondern Beobachtungen bringt (EWART 1905), erklärt eine derartige Leistung der Transpiration für völlig unmöglich. Der Gedankengang EWARTS ist kurz der folgende: Die Saugungskraft darf nicht nur so groß sein, um Wassersäulen von der Höhe der höchsten Bäume festzuhalten, sie muß auch noch den Widerstand überwinden können, den die Bewegung dieses Wassers nach oben findet. Diesen Widerstand hat nun EWART gemessen. Er bestimmte die Menge von Wasser, die in der Zeiteinheit den Stamm durchströmen muß, um den Transpirationsverlust zu decken, und er stellte dann den Druck fest, der nötig ist, um diese Wassermenge in der nötigen Geschwindigkeit nach oben zu bewegen. Er fand, daß dazu eine Wassersäule nötig sei, die 5—7mal so hoch ist als die Höhe der Pflanze. In einem Baum von 150 m Höhe wäre demnach ein Druck von 1000 m Wasser oder von 100 Atmosphären nötig. Sollte dieser durch osmotische Saugung der Parenchymzellen hergestellt werden, so müßten diese einen Zellsaft haben, der mit 28 Proz. Salpeter isosmotisch wäre. Das hält EWART für unmöglich.

Hierzu ist folgendes zu bemerken: Der osmotische Wert des Blattparenchyms von hohen Bäumen muß einfach empirisch festgestellt werden; *wahrscheinlich* ist ein so hoher Druck aus mehreren Gründen nicht, aber *möglich* ist er, da er auch in anderen Zellen bei genügender Konzentration des Außenmediums so hoch und höher steigen kann (Vorl. 32). Den Widerstand des Holzkörpers gegen longitudinale Wasserverschiebung hat EWART zweifellos zu hoch bemessen (vgl. DIXON 1906), einmal weil er sehr hohe Transpirationswerte zugrunde legte, bei denen in natura die Wasser*reserven* in Angriff genommen werden, dann weil er vielleicht die Schnittflächen der Versuchszweige nicht immer genügend frei von Gefäßverstopfungen gehalten hat. — Es fällt immer wieder auf, daß jeder Deutungsversuch der Wasserleitungsmechanik auf einem außerordentlich wenig soliden Boden von Beobachtungen und *ein*deutigen experimentellen Feststellungen ruht.

Neben rein physikalischen Kräften ist auch vielfach die Mitwirkung lebender Zellen beim Saftsteigen in Betracht gezogen worden. In gewissem Sinne ist an dieser Mitwirkung gar nicht zu zweifeln, insofern nämlich als die lebenden Zellen das Gefäßsystem aufbauen und dasselbe sogleich in funktionstüchtigem Zustand der Pflanze übergeben. Die Gefäße sind, wenn sie anfangen als Wasserleitungsröhren zu funktionieren, schon mit Wasser gefüllt. Entzieht man den Gefäßen das Wasser auch nur zum größten Teil[1], so können sie von der Pflanze nicht mehr gefüllt werden, und ihre Funktion ist ein für allemal erloschen; die Pflanze stirbt ab, wenn man nicht experimentell eine Wasserinjektion der Gefäße bewerkstelligt. Abgesehen hiervon können lebende Gewebe, vor allen Dingen die Parenchymzellen, die wohl nirgends in der Nachbarschaft der Gefäße fehlen, in direkter und indirekter Weise an der Wasserleitung beteiligt sein. Eine direkte Beteilung des Parenchyms haben seiner Zeit WESTERMAIER (1884), GODLEWSKI (1884) und JANSE (1887) angenommen. Im wesentlichen handelt es sich bei diesen Theorien um die Vorstellung, daß Parenchymzellen Wasser aus einem Gefäß aufnehmen und es in ein höheres Gefäß wieder abgeben. Eine ausführliche Besprechung dieser Anschauungen und der an ihnen geübten Kritik (ZIMMERMANN 1885, SCHWENDENER 1886) ist hier nicht angebracht: die Tatsache, daß das Wasser ebenso gut aufwärts wie abwärts sich bewegen kann (vgl. S. 72), spricht jedenfalls nicht für sie.

Im folgenden sehen wir von diesen speziellen Hypothesen ganz ab und fragen nur, ob die lebenden Zellen in irgend einer Weise am Steigen des Wassers beteiligt sind. Man suchte dieser Frage dadurch näher zu kommen, daß man größere und kleinere Zonen des Holzkörpers abtötete und zusah, ob diese leitungsfähig blieben. Die umfassendsten Versuche in dieser Richtung verdanken wir STRASBURGER (1891 u. 1893), der aus ihnen den Schluß zog, die lebenden Zellen seien bedeutungslos. Doch konnten seine Versuche einer strengen Kritik (PFEFFER 1892, URSPRUNG 1904, 1906) nicht standhalten. Auch hat URSPRUNG eine große Zahl ähnlicher Experimente mit ganz anderem Resultat angestellt. Er fand — gleichgültig mit welchen Mitteln er die Abtötung vornahm — daß im allgemeinen der Wassertransport um so rascher geschädigt wird, je länger die abgetötete Strecke war. Er versichert, daß die schlechte Leitung nicht durch Gefäßverstopfungen, nicht durch erhöhte Wasserdampfabgabe an der toten Stelle und auch nicht durch Veränderungen in den Luftwasserketten zustande gekommen sei. Wir räumen gerne ein, daß seine Schlußfolgerungen durch die neueren Versuche (1906) erheblich besser gestützt erscheinen als durch die ersten (1904); ob aber wirklich seine Argumentation einwandfrei ist, muß der Zukunft zu zeigen überlassen bleiben.

Wenn wir oben von einer indirekten Mitwirkung der lebenden Zellen an der Wasserleitung sprachen, so meinten wir damit eine Tätigkeit derselben, die nicht in Einsaugen und Emporpumpen von Wasser besteht und dachten vor allen Dingen an den Einfluß lebender Zellen auf die Gefäßluft. In einer vorläufigen Mitteilung hat nämlich

[1] Nach R. HARTIG (1883, S. 73) soll der Fichtenstamm schon leitungsunfähig werden, wenn noch mehr als die Hälfte des Lumens der Tracheiden mit Wasser erfüllt ist.

Noll (1897) darauf aufmerksam gemacht, daß Gase, die in das Gefäßsystem injiziert werden, Veränderungen erfahren, und Devaux (1902) hat einen negativen Druck in der Gefäßluft bei Ausschluß der Transpiration beobachtet, den er auf die Entziehung von Sauerstoff aus den Gefäßen durch die Atmung der lebenden Zellen zurückführt. Eingehende Studien werden nun zu zeigen haben, ob wirklich dadurch in größerem Umfange negative Drucke im Holz hergestellt werden. Ist das der Fall, so wäre an der Saugwirkung der negativ gespannten Luftblasen nicht zu zweifeln, und es könnten die lebenden Zellen eine große Rolle beim Wasseraufstieg spielen.

Das Bild, das wir von unseren derzeitigen Kenntnissen über die Ursachen des Wasseraufstieges entworfen haben, ist in vielen Punkten sehr unvollständig — eine vollständige Besprechung der ungewöhnlich umfangreichen Literatur (vgl. Copeland 1902) wäre hier unmöglich; sie würde aber auch zu keinem besseren Schlußresultat führen, denn es fehlt uns eben noch über die elementarsten Fragen an Gewißheit. Mag es vielleicht schwierig sein, das Dunkel der Frage gänzlich aufzuhellen, so können wir doch von künftigen Forschungen gewiß noch manche Einblicke in das Problem erwarten, wenn diese, wie schon öfter betont wurde, die Quantität des zu hebenden und des tatsächlich gehobenen Wassers mehr berücksichtigen als das bisher geschah.

[Nach Abschluß des Manuskriptes ist noch eine Abhandlung Ursprungs (1907) erschienen, die in streng kritischer Weise die verschiedenen Möglichkeiten des Wasseraufsteigens erörtert.]

Vorlesung 7.

Die Aschensubstanzen I.

Alle Pflanzen enthalten in größerer oder geringerer Menge unverbrennliche Substanzen, und selbst kleine Fragmente der Zellhäute oder Stärkekörner hinterlassen beim Verbrennen sichtbare Mengen von Asche. Das zeigen auch die Erfahrungen des gewöhnlichen Lebens: Holzasche zu sehen hat heute freilich nicht jedermann mehr so Gelegenheit wie früher, als die Kohlenheizung noch nicht üblich war, aber Zigarren werden ja noch immer geraucht, und sie liefern gerade ein Beispiel für relativ hohen Aschengehalt eines Pflanzenteils. Kann nun auch für den modernen Naturforscher gar kein Zweifel darüber bestehen, daß diese mineralischen Bestandteile der Pflanze von außen kommen, in erster Linie aus dem Boden aufgenommen sein müssen, so ist es doch sehr lehrreich zu sehen, daß diese für uns selbstverständliche Ansicht früher eines ausdrücklichen Beweises bedurfte, und daß auch nach der Feststellung des Gesetzes von der Unzerstörbarkeit des Stoffes durch Lavoisier illustre Akademien Preisfragen stellten des Inhaltes, ob dieses Gesetz auch in der organischen Natur gültig sei. So fragte im Jahr 1800 die Berliner Akademie:

„Von welcher Art sind die erdigen Bestandteile, die man mit Hilfe der chemischen Zergliederung in den verschiedenen inländischen Getreidepflanzen findet? Treten diese in solche so ein, wie man sie findet, oder werden sie durch die Wirkung der Organe der Vegetation erzeugt?“

Und die Antwort SCHRADERS (1800) auf diese Frage lautet: Die Pflanzen erzeugen die in ihnen enthaltenen Aschenbestandteile durch ihren Lebensprozeß.

Fast 40 Jahre später (1838) wurde ungefähr dieselbe Frage von der Göttinger Akademie wieder gestellt:

„Ob die sog. unorganischen Elemente, welche in der Asche der Pflanze gefunden werden, auch dann in den Pflanzen sich finden, wenn sie denselben von außen nicht geboten werden.“

Diesmal kam freilich die Frage etwas post festum [1]). Die Grundlagen der Chemie waren nun doch schon in weitere Kreise gedrungen, und dementsprechend fiel auch die Antwort ganz anders aus: WIEGMAN und POLSTORFF (1842) stellten durch ihre Vegetationsversuche das fest, was heutzutage noch gilt.

Fragen wir nach den näheren Umständen der Aufnahme, so müssen wir als selbstverständlich betrachten, daß diese Stoffe in gelöstem Zustande die Außenmembranen der Pflanze durchwandern, da diese ja für feste Körper nicht permeabel sind. Wie das Lösungsmittel selbst, das Wasser, so werden im allgemeinen auch die Aschenbestandteile durch die Wurzelzellen aufgenommen, und nur in selteneren Fällen werden, wie z. B. bei manchen Epiphyten, auch die Blätter zur Stoffaufnahme verwendet. Bei dieser Aufnahme gelten die Gesetze der Osmose, und sie regeln Qualität und Quantität der Asche.

Die Gesamtmenge der Asche hängt zunächst einmal von spezifischen Eigenschaften der Pflanze ab. Verschiedene Spezies, auf gleichem Boden erwachsen, haben einen verschiedenen Aschengehalt. So entnehmen wir z. B. aus WOLFFS „Aschenanalysen“ (S. 137), daß von mehreren auf dem gleichen Acker erwachsenen Unkräutern Rumex acetosella 8,14 Proz., Geranium dissectum 9,98 Proz., Sedum telephium 11,96 Proz., Myosotis arvensis 17,85 Proz. Asche enthielt. Auch aus den in Vorl. 1 (S. 5 u. 8) mitgeteilten Tabellen sind spezifische Differenzen im Aschengehalt der Pflanzen zu entnehmen. Die dort mitgeteilten Zahlen geben Mittelwerte aus oft recht zahlreichen Analysen an, denn — wie leicht begreiflich — schwankt der Aschengehalt der Einzelpflanze recht erheblich je nach Umständen. So wird ein Substrat, das reich an gelösten oder löslichen Mineralstoffen ist, den Aschengehalt der Pflanze steigern; vor allem aber wirkt eine starke Transpiration auf eine vermehrte Aufnahme von Wasser hin und mit ihr nimmt auch die Aschenmenge der Pflanze zu. So geben nach EBERMAYER (1884) die Blätter stark transpirierender Bäume (Esche, Weide) 7—10 Proz. Asche, während die der schwach transpirierenden Kiefer nur etwa 1,5 Proz. enthalten. Daß die Blätter bei weitem die aschenreichsten Organe sind, ist leicht begreiflich, denn in ihnen findet hauptsächlich die Wasserverdunstung statt, bei der

1) Schon in DE CANDOLLES Pflanzenphysiologie vom Jahre 1831, deutsche Ausgabe 1833 (1, S. 388), sind durchaus zutreffende Bemerkungen gegen SCHRADERS Ansicht mitgeteilt.

die durch den Transpirationsstrom nach oben beförderten Aschensubstanzen restieren. Stets sind deshalb die Stengel ärmer an Asche als die Blätter:

Aschengehalt in Proz. der Trockensubstanz (CZAPEK, Biochemie, II, 781)

	Lupinus luteus	Nicotiana Tabacum	Brassica rapa	Achyranthes aspera
Blätter	6,06	11,87	20,84	24,33
Stengel	3,86	7,73	9,18	8,67

In einigen Blättern ist der Aschengehalt noch höher gefunden worden, nämlich rund 30 Proz. bei Beta vulgaris und 50 Proz. bei Mesembryanthemum crystallinum. — Da nun die Asche, wie wir alsbald zeigen werden, nicht etwa einen überflüssigen oder gar schädlichen Ballast, sondern einen ganz unentbehrlichen Bestandteil der Pflanze darstellt, so muß die Transpiration als ein sehr wichtiger Prozeß und nicht nur als notwendiges Uebel betrachtet werden (vgl. S. 53).

Die einzelnen Elemente, die man mit großer Regelmäßigkeit und in beträchtlicher Menge in den Aschen aller Pflanzen gefunden hat, sind nur sehr wenige, nämlich 9: Chlor, Schwefel, Phosphor, Silicium, und von Metallen: Kalium, Natrium, Calcium, Magnesium, Eisen. Ueber die quantitative Zusammensetzung der Aschen einiger Pflanzen mag die folgende Tabelle (WOLFF 1880) orientieren, in der das besonders reichliche Vorkommen eines Bestandteiles durch stärkeren Druck hervorgehoben wurde.

	Reinasche %	In 100 Teilen Reinasche								
		K_2O	Na_2O	CaO	MgO	Fe_2O_3	P_2O_5	SO_3	SiO_2	Cl
1. Tabakblätter	**17,16**	29,09	3,21	36,02	7,36	1,95	4,66	6,07	5,77	6,71
2. Kartoffel (Knolle)	3,79	**60,06**	2,96	2,64	4,93	1,10	16,86	6,52	2,04	3.46
3. Spinat	16,48	16,56	**35,29**	11,88	6,38	**3,35**	10,25	6,87	4,52	6,20
4. Eichenrinde, 150-j. St.	7,20	4,36	0,34	**92,82**	1,19	0,29	0,39	0,27	0,55	—
5. Rotklee (in Blüte)	6,86	32,29	1,97	**34,91**	10,90	1,08	9,64	3,23	2,69	3,78
6. Mandelsame	4,90	27,95	0,23	8,81	**17,66**	0,55	43,63	0,37	—	—
7. Ital. Süßklee	9,87	33,42	13,01	12,73	6,53	**5,86**	4,63	14,41	4,50	—
8. Weizen (Frucht)	2,14	30,51	1,74	2,82	11,96	0,51	**48,94**	1,32	1,46	0,47
9. Meerrettigwurzel	8,47	38,96	2,10	10,10	3,66	1,51	10,39	**24,72**	7,20	1,36
10. Equisetum telmateja	**26,75**	8,01	0,63	8,63	1,81	1,42	1,37	2,83	**70,64**	5,59
11. Gerste (Ende d. Blüte)	6,47	25,44	0,75	5,77	3,03	0,42	10,29	2,94	**49,83**	3,77
12. Selleriewurzel	11,04	43,19	—	13,11	5,82	1,41	12,83	5,58	3,85	**15,87**

Außer diesen neun quantitativ bestimmten Elementen sind in der Regel noch Aluminium und Mangan nachzuweisen, und außerdem hat man hie und da noch eine große Menge von anderen Elementen spurenweise gefunden, auf deren Nennung wir verzichten können.

Halten wir uns an die quantitativ bestimmten Stoffe, so können wir der Frage näher treten, ob irgend welche Beziehungen festzustellen sind zwischen der Menge dieser Stoffe im Boden und in der Pflanze. Solche Beziehungen sind in der Tat nachweisbar. Aus den Analysen von MALAGUTI und DUROCHER (1858) ergibt sich z. B., daß der Kalkgehalt der Asche bei Pflanzen, die auf Kalkboden wuchsen, im Durchschnitt 45 Proz. der Reinasche beträgt, wenn dieselben Spezies auf Sandboden 30 Proz. Kalk enthalten. Entsprechend wird am kochsalzreichen Meeresstrand viel mehr Chlor aufgenommen als im Binnenland:

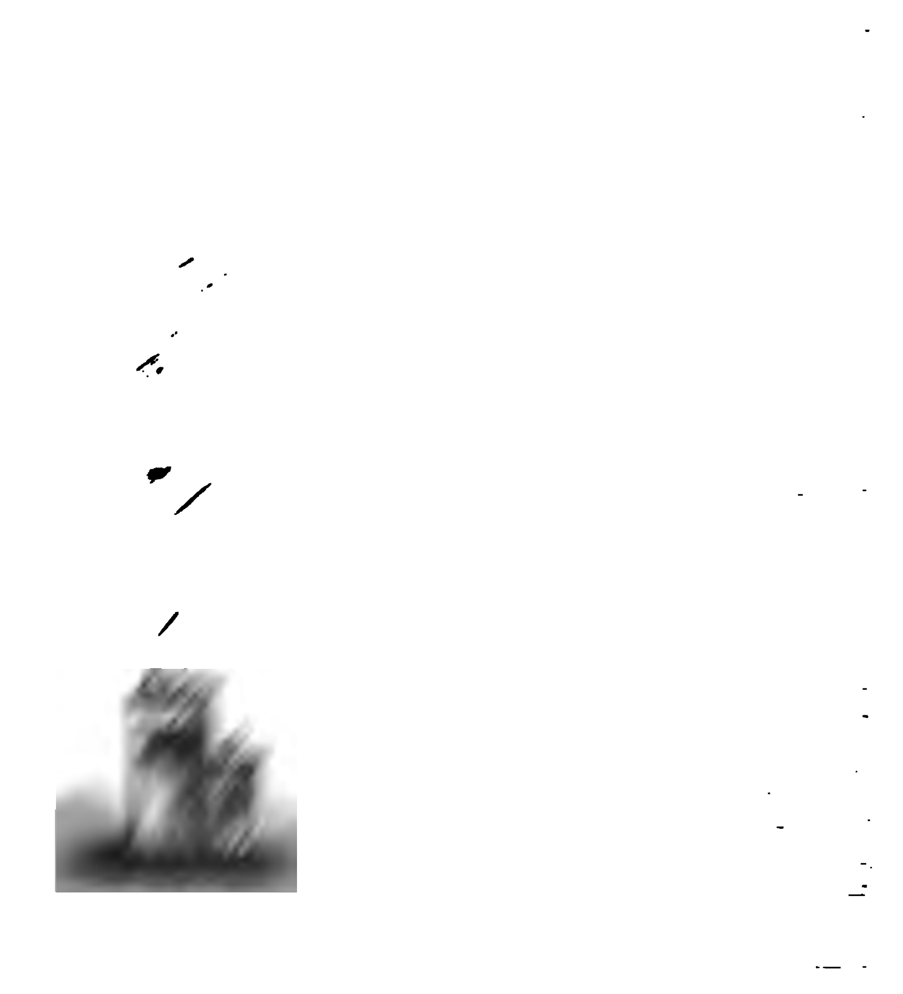


stanzen beigegeben waren; so benutzte er z. B. Böden aus gepulvertem Bergkristall und aus Kohle von Kandiszucker, während WIEGMAN und POLSTORFF mit Platinschnitzeln und Sand operiert hatten. Er kam zu dem Resultate, daß die Elemente Si, P, S, K, Ca, Mg, Fe, Mn für das normale Gedeihen des Hafers notwendig seien; zweifelhaft blieb ihm noch die Bedeutung des Cl. Wenn auch seine Ergebnisse in der Folge nicht vollkommen bestätigt werden konnten, so waren sie doch in einem Punkt prinzipiell wichtig: insofern, als sie zeigten, daß das wohl in keiner Pflanzenasche fehlende Natrium nicht zu den notwendigen Elementen des Hafers[1] zähle. Diese Tatsache ist um so auffallender, wenn man bedenkt, daß dem Natrium bei den höheren Tieren wichtige Funktionen zukommen.

Von größter Bedeutung für unsere Frage ist die andere Methode geworden, die sog. Wasserkultur. Es gelang zuerst J. SACHS (1860) und KNOP (1860), Landpflanzen so zu kultivieren, daß ihre Wurzeln, in eine wässerige Lösung verschiedener Salze eingetaucht, aus dieser den Bedarf an anorganischen Stoffen derart decken konnten, daß die Pflanzen eine reichliche Vermehrung ihrer Trockensubstanz erfuhren. Eine Vermehrung der Trockensubstanz und zwar eine reichliche ist nämlich ein wichtiges Kriterium für das Gelingen einer solchen Kultur, und man würde in schwere Irrtümer verfallen, wollte man schon daraus, daß eine Pflanze überhaupt wächst, schließen, sie sei mit allen notwendigen Nährstoffen versehen. Wachstum kann auch eintreten ohne Vermehrung der Trockensubstanz, ja sogar eventuell auch ohne Wasseraufnahme. Und wenn man aus dem Umstande, daß Pflanzen, ohne Stickstoff aufzunehmen, doch das $3\frac{1}{2}$-fache Samengewicht erreichen können (BOUSSINGAULT 1860), schließen wollte, daß Stickstoff nicht nötig sei zum Gedeihen, so wäre das total verkehrt. Aus den Beobachtungen mehrerer Forscher geht hervor, daß Mais unter günstigen Bedingungen sein Samengewicht auf das 60- bis 370-fache, Buchweizen auf das 1000-fache steigern kann; derartige Trockengewichtszunahmen also wären als „reichliche" zu bezeichnen. Daß auch ohne Aufnahme von Aschenbestandteilen aus der Umgebung doch eine Gewichtsvermehrung bei Keimpflanzen eintreten kann, erklärt sich einfach durch den oft nicht unbeträchtlichen Aschengehalt der Samen. Die Bohne z. B. kann sich nach BOUSSINGAULT auch ganz ohne Nährsalze eventuell bis zur Blüte entwickeln und dabei ihr Trockengewicht verdoppeln oder gar vervierfachen. Man sieht aus einem derartigen Beispiel, daß es sich oft empfiehlt, die Reservestoffe der Samen ganz zu eliminieren, wenn man etwa die Notwendigkeit eines Elementes prüfen will, von dem schon im Samen eine kleine, aber zur Entwicklung genügende Menge vorhanden sein könnte.

Ohne auf Einzelheiten einzugehen, erwähnen wir über die Methodik der Wasserkultur nur, daß man meist von Samen auszugehen pflegt, die in Sägespänen ihre Hauptwurzeln entwickelt haben. Sie werden dann an dem Deckel eines genügend großen Gefäßes so befestigt, daß der Sproß nach oben wachsen und an der Luft und am Licht sich ausbreiten kann, während die Wurzel in der im Glasgefäß enthaltenen „Nährlösung" sich verzweigt (Fig. 20). Es ist zweckmäßig, die Gefäße vor Lichtzutritt zu schützen, am besten sie durch Eingraben in den Boden gleichzeitig in gleichmäßiger und nicht zu hoher Temperatur zu halten.

1) Bei anderen Pflanzen hielt SALM freilich Na für nötig.



der Nährlösung. In alkalischer Reaktion sterben die meisten Pflanzen ab oder sie erleiden wenigstens schwere Schädigungen; eine Ausnahme machen nur Wasserpflanzen (MOLISCH 1895/96; BENECKE 1898), die vielfach in schwach alkalischer Lösung besser als in saurer gedeihen. Bei allen anderen Pflanzen ist für dauernde Erhaltung einer schwach sauren Reaktion zu sorgen. Unter Umständen kann durch die stärkere Aufnahme gewisser Ionen die Reaktion der Lösung alkalisch werden. In solchen Fällen tut man gut, von Zeit zu Zeit ein paar Tropfen Phosphorsäure der Nährlösung zuzusetzen und sie so dauernd schwach sauer zu halten. In neuester Zeit hat freilich v. D. CRONE (1904) gezeigt, daß neutrale Nährlösungen unter Umständen besser wirken als saure; er fand auch, daß lösliche Eisen- und Phosphorsäureverbindungen den schwerlöslichen weit nachstehen. Die von ihm angewandte Nährlösung, mit der in der Tat gute Resultate zu erzielen sind, war folgendermaßen zusammengesetzt:

1 g KNO_3; 0,5 g $MgSO_4$; 0,5 $CaSO_4$; 0,25 $Ca_3(PO_4)_2$; 0,25 $Fe_3(PO_4)_2$ in 1000 g Wasser.

Mit Rücksicht auf die später zu besprechenden Giftwirkungen einzelner Ionen und ihre Aufhebung durch andere Ionen wird es eine dankenswerte Aufgabe sein, eine wirklich rationell zusammengesetzte Nährlösung herzustellen.

Neben der Zusammensetzung und der von ihr abhängigen Reaktion ist dann ferner die Konzentration und die Menge der angewandten Nährlösung von großer Wichtigkeit. Im allgemeinen verwendet man das Salzgemisch in einer Lösung von 1—5 ‰; doch fand NOBBE (1867) 5 ‰ für die Gerste schon schädlich und empfiehlt deshalb schwächere Konzentrationen und große Gefäße. In neuerer Zeit hat auch WORTMANN (1892) die Verwendung sehr großer Kulturgefäße von ca. 25 Liter Inhalt empfohlen; in der Tat gedeihen in solchen die Pflanzen ausgezeichnet, und man hat auch nicht nötig, im Laufe der Vegetation für Erneuerung der Nährsalze Sorge zu tragen.

Zur Wasserkultur eignen sich in erster Linie einjährige Pflanzen, weil sie ein rasches Resultat geben. So hat man viele Gramineen, Cruciferen, Buchweizen, Rüben, Lein, Tradescantia, ja sogar Kartoffeln mit bestem Erfolg in „Wasserkultur“ erzogen (NOBBE 1864—68), und besonders für Buchweizen (NOBBE 1868) wird berichtet, daß er so besser gedieh und eine viel größere Gewichtsvermehrung (von 1 auf 4786) aufwies, als bei gewöhnlicher Kultur im Boden. Eine ähnliche vortreffliche Entwickelung in Wasserkultur erzielte WOLFF (1868) beim Hafer (Gewichtszunahme von 1 auf 2359). — Auch manche Bäume, wie Eiche, Roßkastanie und Erle, konnten in wässeriger Lösung kultiviert werden, doch ist es nicht wunderbar, wenn nicht jede Pflanze sich als zur Wasserkultur günstig erweist, denn diese Methode setzt eine Anpassungsfähigkeit des Wurzelsystems an sehr unnatürliche Bedingungen voraus, und eine solche ist eben nicht jeder Pflanze gegeben. Wo aber die Wasserkultur nicht günstig auf das Gedeihen der Pflanze einwirkt, da empfiehlt sich die besonders von HELLRIEGEL (1883) verwendete Kultur in ausgeglühtem und mit Schwefelsäure gekochtem Quarzsand, dem die zu prüfenden Stoffe beigemischt werden.

Bei der Kultur niederer Pflanzen (Algen und Pilze) ist mit ganz besonderer Sorgfalt auf die Reinheit der verwendeten Salze zu achten,

denn wegen ihrer geringen Körpergröße brauchen diese Organismen nur sehr kleine Mengen der Nährsalze. Zahlreiche falsche Resultate sind hier allein schon durch Vernachlässigung der Löslichkeit der Glasgefäße entstanden (vgl. Benecke 1896 und 1907). — Abgesehen davon ergeben sich vielfach Komplikationen gegenüber den höheren Pflanzen dadurch, daß z. B. die Pilze noch besondere Ansprüche machen, insofern als sie außer den mineralischen auch organische Nährstoffe verlangen (Vorl. 14).

Fassen wir nun die Ergebnisse zusammen, die in Bezug auf die Notwendigkeit der Aschensubstanzen bei den verschiedenen Pflanzen bisher gewonnen worden sind, so müssen wir betonen, daß die 6 Elemente, deren nach Birner und Lucanus der Hafer bedarf, auch allen anderen Phanerogamen unentbehrlich sind, daß aber jedenfalls die Mehrzahl mit diesen 6 Elementen auch auskommt, während der Buchweizen nach Nobbe (1862) entschieden außerdem noch Chlor nötig hat. Da auch in anderen Fällen eine günstige Wirkung dieses Elementes bemerkt worden ist, so ist es z. B. der Sachsschen Nährlösung zugesetzt worden. Daß möglicherweise einzelne Pflanzen besondere Ansprüche in Bezug auf die Aschensubstanzen machen, wird weiterhin noch zu besprechen sein. Dagegen ist auf der anderen Seite auch, namentlich durch Benecke (1894—1907) und Molisch (1895—96) festgestellt worden, daß manche Algen, Pilze und Bakterien weniger Ansprüche machen als die Phanerogamen, denn bei ihnen ist das Calcium entbehrlich, demnach nur 5 Elemente notwendig.

Von jedem notwendigen Element bedarf die Pflanze eine gewisse Menge. Ist eines von ihnen in zu geringer Menge vorhanden, so kann sich die Pflanze auch durch den größten Ueberschuß der anderen nicht weiter entwickeln. Man drückt dies auch häufig so aus (Ad. Mayer, Agrik.-Chem., 1, 323): Der im Minimum vorhandene Nährstoff ist maßgebend für die gesamte Größe der Produktion („Gesetz des Minimums"). Worin nun aber die Notwendigkeit dieser 5 oder 6 Elemente begründet ist, darüber wissen wir trotz vielseitiger Forschung leider nur erst sehr wenig.

Verhältnismäßig gut orientiert sind wir noch über die Bedeutung von S und P, insofern, als wir ihre Notwendigkeit einsehen, da ja beide Elemente an der Konstitution der Eiweißkörper gerade so wie C, N, O und H teilnehmen; der Schwefel allgemein, der Phosphor nur bei gewissen Verbindungen, z. B. den Nukleinen, manchen Globulinen und anderen, später zu nennenden Stoffen. Es ist übrigens keineswegs gleichgültig, in welcher Bindung diese Elemente der Pflanze geboten werden, vielmehr hat sich gezeigt, daß sie nur in hochoxydierter Form als Schwefelsäure und Phosphorsäure Verwendung finden können. Schweflige und unterschweflige Säure sind ebenso ungeeignet wie phosphorige und unterphosphorige Säure, ja sie wirken sogar auf viele Pflanzen giftig; Pilze freilich kommen auch mit den niedrigeren Oxydationsstufen des Schwefels aus. Als Elemente können S und P nicht von den Pflanzen verwendet werden. — Nebenbei sei hier bemerkt, daß von allen unentbehrlichen Stoffen nur einer als Element Verwendung findet: der Sauerstoff.

Von Metallen ist das Kalium, wie wir sahen, absolut unentbehrlich. Man hat vielfach versucht, es durch die verwandten Alkalien: Lithium, Natrium, Rubidium und Caesium zu ersetzen, doch zeigten sich alle bei den höheren Pflanzen dazu vollkommen untauglich,

und mit Ausnahme von Natrium wirken auch alle stark giftig. Das Natrium vermag allerdings bis zu einem gewissen Grad einen Ersatz für Kalium zu leisten, dann nämlich, wenn das letztere nur in geringer Menge vorhanden ist. Unter diesen Umständen gedeiht die Pflanze besser, wenn Na zugesetzt wird, als ohne dieses; man kann also von einer partiellen Vertretbarkeit des K durch Na reden, darf aber nicht vergessen, daß eben in anderen und zwar offenbar in den Hauptfunktionen eine solche nicht existiert. Frägt man nun aber nach der Funktion des K bei der höheren Pflanze, so sollte man glauben, daß darüber leicht und sicher Auskunft zu erlangen sei, wenn man die Wirkung einer normalen Nährlösung mit der einer K-freien vergleicht. Tatsächlich ergeben aber die Schilderungen dieser Erfolge, z. B. von SCHIMPER (1890) und WILLFARTH und WIMMER (1903) ein so verschiedenes Bild, daß man es vorziehen wird, keine Schlüsse daraus zu ziehen. Auch in anderen Fällen, so beim P und beim Ca, sind die Erfolge von Wasserkulturen, denen diese Stoffe fehlen, mehrdeutig. Einen Grund dafür werden wir später besprechen (S. 99). — So müssen wir uns an Stelle von Tatsächlichem mit der Vermutung begnügen, daß das K sich am Aufbau des Protoplasmas beteiligt und deshalb unersetzbar ist. Die meisten Eiweißkörner enthalten ja Asche, und es ist wohl möglich, daß diese wenigstens zum Teil direkt am Aufbau des Eiweißmoleküls beteiligt ist.

Wesentlich anders als die Phanerogamen verhalten sich die niedrigen Pflanzen bezüglich ihrer Ansprüche an Alkalimetallen. Ein Ersatz des K durch Na, Li und Ammonium ist freilich im allgemeinen nicht geglückt; nur bei Kyanophyceen kann vielleicht (BENECKE 1898, S. 96) das K durch Na vertreten werden. Dagegen können gewisse Bakterien (BENECKE 1907) ganz gut ohne K gedeihen, wenn ihnen Ru- oder Cs-Salze in gewissen Konzentrationen zur Verfügung stehen. Aehnlich verhalten sich manche Schimmelpilze, für die das Ru oder Cs wenigstens zur Ausbildung der Vegetationsorgane genügt; da aber Fortpflanzungsorgane unter diesen Umständen nicht gebildet werden können, so bleibt auch für diese Organismen das K ebenso notwendig wie für die Blütenpflanzen.

Aehnliches wie vom Kalium gilt vom Magnesium. Es kann durch kein verwandtes Erdalkali ersetzt werden und ist im ganzen Gewächsreich unentbehrlich. Man wird vermuten dürfen, daß auch das Mg am Aufbau von Eiweiß teilnimmt, und dies um so mehr, als nach SCHMIEDEBERG (1877) die Eiweißkristalle der Paranuß ein Magnesiumsalz des Vitellins sind, und da GRÜBLER (1881) auch im kristallisierten Eiweiß des Kürbisses einen nicht unbedeutenden Gehalt an Mg nachweisen konnte. Auch im Chlorophyll ist Mg reichlich enthalten.

Wesentlich anders verhält sich das Calcium. Schon weil es bei manchen niederen Organismen unnötig ist, wird man es nicht für einen wesentlichen Bestandteil der Eiweißkörper des Protoplasmas halten wollen, obwohl ja Verschiedenheiten in den wichtigsten chemischen Verbindungen der einzelnen Pflanzengruppen bestehen können. Indes sprechen auch andere Gründe gegen eine solche Bedeutung des Ca bei den Phanerogamen. Vor allen Dingen fehlt es nach SCHIMPER an den Stellen, wo die Neubildung von Protoplasma stattfindet und wo K und Mg immer nachweisbar sind, an den Vegetationspunkten; dagegen tritt es in großer Menge in älteren Organen, vor allen Dingen

[illegible] Blätter sind samt den [illegible] chlorotischen Pflanzen kann man. [illegible] zeigte, noch nachträglich ein Ergrünen [illegible] ein Eisensalz zur Aufnahme durch die [illegible] durch das chlorotische Blatt bietet. Zum [illegible] Versuche ist eine gewisse Permeabilität der [illegible] nach MOLISCH (1892) namentlich [illegible] Übrigens muß das chlorotische Organ noch [illegible] Ergrünen eintreten soll, bei älteren hilft nach- [illegible] nicht mehr.

[illegible] Zeit der Ansicht war, das Chlorophyll enthalte [illegible] Auftreten und das Verschwinden der Chlorose [illegible] vollkommen erklärt. Neuere Untersuchungen [illegible] WILLSTÄTTER 1906) haben aber erwiesen, daß das [illegible] kein Eisen enthält. Dagegen ist eine ältere [illegible] (1860) durch MOLISCH (1892) und BENECKE [illegible] worden, nämlich, daß auch die chlorophyllfreien [illegible] nicht entbehren können. Danach stellt sich dann [illegible] Eisens als eine ganz andere heraus. Es [illegible] Metall gerade wie K und Mg zum chemischen [illegible] unentbehrlich sei, und wenn es fehlt, so [illegible] Störung in den höheren Pflanzen di[illegible] [illegible] stets ein Zeichen dafür ist, daß Eisen [illegible] ist, oder daß es für die Pflanze nic[illegible] [illegible] dahingestellt sein [illegible] [illegible] der Nährlösun[illegible] [illegible] ist übrigen[illegible] [illegible] nicht zu er[illegible] [illegible] Nährlö[illegible]

Reihe nach besprochen, bis auf eines, den Stickstoff. Ohne Stickstoff in der Form von Salpetersäure würden aber alle anderen Salze die Pflanze nicht zu einer erheblichen Vermehrung des Trockengewichtes bringen können, und deshalb erscheint es zweckmäßig, die Salpetersäure als einen notwendigen, aus dem Boden bezw. dem Wasser stammenden Stoff hier nicht völlig zu übergehen, obwohl ja ihr Stickstoff sich nicht in der Asche der Pflanze findet, und sie deshalb streng genommen an dieser Stelle nicht zu erwähnen wäre. Indes ist zu bedenken, daß die Eigenschaft der bisher besprochenen Stoffe, feuerbeständig zu sein, für die Pflanze gänzlich irrelevant ist, und ebenso ist es ohne Bedeutung, daß bei der Verbrennung der Stickstoff als Element oder als Ammoniak entweicht, denn in der Pflanze wird der Stickstoff sehr zähe festgehalten und kann gewiß nur sehr selten in Gasform entweichen. Wir wollen uns aber damit begnügen, hier darauf hinzuweisen, daß der Stickstoff genau in demselben Sinne wie S, P, K, Ca, Mg und Fe ein unentbehrlicher Nährstoff einer jeden Pflanze ist; eine ausführliche Besprechung der anschließenden Verhältnisse wäre an dieser Stelle verfrüht (vgl. Vorl. 11).

Blicken wir zurück, so haben wir eine sichere Funktion für N, S und P erkannt, die zweifellos am Aufbau der lebendigen Substanz beteiligt sind, und wir dürfen mit Grund vermuten, daß sich ihnen K, Mg und Fe anschließt, müssen aber mit Bestimmtheit behaupten, daß das für das Ca im allgemeinen nicht gilt. In der Literatur — und diese ist höchst umfangreich — findet man aber noch eine Menge von Vermutungen, Gedanken und Hypothesen über die Funktion der unorganischen Nährsalze ausgesprochen, die von den Zeiten LIEBIGS bis auf unsere Tage reichen. So sollen die Basen nach LIEBIG in erster Linie zur Abstumpfung der Säuren dienen; daß sie Säuren neutralisieren, ist nicht zu bezweifeln, warum aber dazu ganz bestimmte Metalle notwendig wären, ist schwer zu fassen. So soll das Kalium gerade für die Bildung osmotisch wirksamer Substanz nötig sein, andere Elemente sollen die Wanderung des Eiweißes, der Kohlehydrate, die Bildung der Membran, des Zellkerns und anderer Organe der Zelle bewirken, oder sie sollen die Funktion dieser Teile ermöglichen. Wir wollen uns mit diesem summarischen Hinweis begnügen; eine eingehende Besprechung der Literatur kann unterbleiben, da alle diese Ansichten durchaus ungenügend fundiert sind.

Neben den sechs besprochenen, für alle höheren Pflanzen notwendigen Elementen gibt es auch solche, die man, wenn sie auch in der Natur eventuell in großer Menge aufgenommen werden, doch als entbehrlich bezeichnen kann. Das beste Beispiel gibt wohl das Natrium. Obwohl es in fast sämtlichen Analysen der Tabelle S. 89 in größerer Menge auftritt als das unentbehrliche Fe, so läßt sich doch mit Hilfe der Wasserkultur zeigen, daß es völlig entbehrlich ist. Damit ist aber nicht gesagt, daß es völlig nutzlos ist, wenn es geboten wird. Gewisse allgemeine Funktionen, wie z. B. die osmotische Wirkung oder die Neutralisation von Säuren, mögen die partielle Vertretbarkeit des Kaliums durch Natrium, von der oben die Rede war, bedingen. — Nicht so sicher wie beim Natrium ist die Entbehrlichkeit bei einer Anzahl von anderen Elementen festgestellt. Wir nennen zunächst das Chlor, von dem schon gesagt wurde, daß es für die Mehrzahl der untersuchten Pflanzen entbehrlich sei, nicht aber für den Buchweizen. Nach BEYER (1869) ist das

gleiche auch für Erbse und Hafer der Fall. Von besonderem Interesse wäre es, zu wissen, wie sich in dieser Hinsicht die Meeres- und Strandpflanzen verhalten, die ja stets reichliche Mengen von diesem Element aufnehmen.

So wie das Chlor bei den Halophyten, so sehen wir auch bei bestimmten anderen Pflanzen gewisse Elemente sehr reichlich aufgenommen, während diese sonst nur spärliche Aufnahme finden und als entbehrlich gelten. Da liegt die Frage nahe, ob denn hier nicht auch spezifische Differenzen existieren, ob die betreffenden Elemente, z. B. das Silicium, das Aluminium, das Mangan nicht für gewisse Pflanzen notwendig sind. — Das Silicium findet sich als Kieselsäure besonders bei den Diatomeen, den Gräsern und den Schachtelhalmen in großer Menge (vgl. Analysen 10 und 11, S. 89). Bei den Gräsern ist diese in den Membranen ausgewachsener Teile lokalisiert und fehlt in den jugendlichen Organen wie in dem Samen fast völlig. [illegible] hielt die Kieselsäure noch für einen notwendigen Stoff. SACHS (1862) aber zeigte, daß sie beim Mais in Wasserkultur [illegible] ausgeschlossen werden kann, ohne daß die Pflanze darunter leidet. [illegible] ist der Beweis freilich noch nicht, denn die [illegible] Maispflanze enthält noch immer [illegible] Kieselsäure [illegible] 23 Proz.), die sie wohl aus dem [illegible] hat. Auch JODIN (1883), der vier Generationen von Mais [illegible] in kieselsäurefreier Lösung erzog, ist es nicht gelungen [illegible] auszuschließen: hatte er doch in [illegible] mehr SiO_2 als SO_3. Und auf der andern [illegible] Beobachtern, die entschieden einen [illegible] der Kieselsäure konstatieren, so z. B. SWIECICKI [illegible] wohl sagen, daß die großen Massen [illegible] gewiß entbehrlich sind, wir wissen [illegible] Fehlen derselben von ihnen ertragen [illegible] um so mehr eine kritische Bearbeitung, [illegible] Nachweis verdanken, daß die Diatomeen [illegible] gedeihen. — Es ist ferner darauf [illegible] Kieselsäure, auch wenn sie für den [illegible] in biologischer Hinsicht der [illegible]

[illegible] die Kieselsäure, so findet sich [illegible] reichlich. Bei Lycopodium complanatum [illegible] cupressus bildet es 22—39 Proz. [illegible] Orites excelsa tritt es sehr [illegible] Mehrzahl der Pflanzen, auch bei [illegible] Menge nachzuweisen ist [illegible] nicht wundern, wenn durch [illegible] könnte, daß es für manche [illegible] sei. Ebensowenig wäre es [illegible] sollte, daß das Jod für die [illegible] enthalten, nötig ist, oder daß [illegible] es stets speichern (TSCHERMAK [illegible] gilt auch vom Mangan, das bei [illegible] reichlich zu finden ist

[illegible] und von entbehrlichen [illegible] wir uns jetzt zu den schädlichen

zu wenden. Daß jedes, auch das unentbehrlichste Salz in höherer Konzentration schon durch seine osmotische Wirkung die Pflanze schädigen kann, das bedarf keiner Besprechung. Aber auch chemisch kann eine Schädigung eintreten und diese nennt man „Giftwirkung“. Bei den Salzen der Schwermetalle wirken schon ganz minimale Dosen schädigend oder tödlich. Doch auch die notwendigen Kalisalze sind giftig. Nach STIEHR (1903) werden die Wurzelhaare von Phleum schon durch 0,5 Proz. KCl getötet. Viel giftiger wirken Mg-Salze; 0,15 Proz. $MgCl_2$ tötet Phleum. Viele Nährstoffe müßten deshalb schon in der Konzentration, wie sie in der Nährlösung verwendet werden, schädlich sein, wenn ihre Giftwirkung nicht durch andere Stoffe aufgehoben würde. So wird z. B. nach LOEW (1892) die Giftwirkung der Mg-Salze durch Kalkzusatz aufgehoben. BENECKE (1904) zeigte eine entsprechende Wirkung des Kalkes auf Kalisalze und Phosphate; auch OSTERHOUT (1906) hat ähnliche Erfahrungen mitgeteilt. Man sieht hieraus, wie schwierig es ist, mit Hilfe der Wasserkultur zu Aufschlüssen über die Funktion der einzelnen Elemente zu gelangen. Jeder Entzug eines Elementes kann sich ja in doppelter Weise geltend machen: durch die Abwesenheit des Elementes oder durch die nun auftretende Giftwirkung eines anderen.

In neuerer Zeit hat man bemerkt, daß die Gifte, die schon bei schwacher Konzentration schädigen, bei noch stärkerer Verdünnung die Entwicklung der Pflanze fördern. So fand schon RAULIN (1869), daß das Mangan förderlich auf die Entwicklung der Schimmelpilze einwirke. Es besteht aber kein Zweifel, daß diese Organismen durch Generationen hindurch ohne Mangan existieren können, daß also dieses Element nicht zu den Nährstoffen gezählt werden kann. Noch auffallender waren RAULINS Resultate mit dem Zink, die neuerdings von RICHARDS (1897) vollauf bestätigt wurden. Dieser bemerkte schon bei Zugabe von 0,0005 Proz. $ZnSO_4$ zur Nährlösung eine deutliche Förderung des Pilzwachstums, und eine Gabe von 0,003 Proz. $ZnSO_4$ brachte die Pilzernte auf das doppelte Gewicht. In dieser Konzentration war der größte Effekt zu erzielen, eine weitere Vermehrung des Zinks inhibierte nicht nur die Gewichtsvermehrung, sondern erwies sich direkt als schädlich. Es sind nun aber eine ganze Reihe von Substanzen bekannt geworden, die in ähnlicher Weise, also in äußerst schwachen Konzentrationen günstig, bei geringer Steigerung giftig wirken. $CoSO_4$ zeigt seine optimale Wirkung in einer Konzentration von 0,002 Proz., $NiSO_4$ bei 0,033 Proz. ONO (1900) fand Wachstumsbeschleunigung nach geringen Gaben von $LiNO_3$, K_2AsO_3 und NaFl bei Algen und von $HgCl_2$ und $CuSO_4$ bei Pilzen. Auch bei Phanerogamen sind ähnliche Erfolge mit Kupfersulfat, Zinksulfat und Fluornatrium erzielt worden (LOEW 1903, KANDA 1904). Eine ausführliche Darstellung dieser Erscheinung findet man bei BENECKE (LAFAR, Mykologie I, 42). Wir entnehmen derselben, ohne auf die Originalarbeiten einzugehen, daß solche Wirkungen bei sehr vielen Kationen, aber auch bei einzelnen Anionen wie Chlor und Kieselsäure, nachgewiesen sind. Aber auch organische Gifte wie Morphin nnd Amygdalin hatten den gleichen Erfolg, und selbst für noch unbekannte Stoffwechselprodukte einiger Schimmelpilze ist eine stimulierende Wirkung auf den ausscheidenden Organismus festgestellt worden (NIKITINSKI 1904).

Wassergehalt von größtem Einfluß auf die Entwicklung der Pflanze ist. In mineralstoffarmem Flußsand wachsen die Pflanzen ungleich schlechter als in der Gartenerde, und wenn die Gartenerde der Pflanze in ungenügender Menge zur Verfügung steht, wie das bei der Topfkultur in der Regel zutrifft, so sehen wir ebenfalls ein kümmerliches Gedeihen (SACHS 1892). Diese Beispiele machen ohne weiteres die Bedeutung der Qualität und der Quantität der Nährstoffe klar; weitere Studien über den Gehalt des Bodens an Nährstoffen und über die Art der Aufnahme derselben durch die Pflanze müssen aber diese unsere Einsicht vertiefen.

Wir denken dabei zunächst nicht an einen Ackerboden, der schon viele Generationen von Pflanzen ernährt und von diesen auch gewisse Substanzen zurückerhalten hat, sondern wir gehen von einem Boden aus, wie er sich in der Natur durch Verwitterung von Gestein bildet [1]). Da die Sedimentärgesteine durch Verwitterung und Verschwemmung aus Urgesteinen entstanden sind, so sind in letzter Linie alle Böden auf die kristallinischen Massengesteine zurückzuführen. Je nach der Zusammensetzung des Urgesteins, aus dem er sich bildet, muß auch der Boden eine verschiedene chemische Zusammensetzung erhalten. Betrachten wir z. B. den Granit als Bodenbildner, so kann dieser (nach GIRARD; vgl. MAYER, Agrik. Chem. II, 1, S. 12) z. B. folgende Zusammensetzungen haben (in Proz.):

	Kieselsäure	Tonerde	Eisenoxydul	Kalk	Magnesia	Kali	Natron	Wasser
I.	72,6	15,6	1,5	1,3	0,3	5,0	2,3	0,8
II.	68,6	14,4	5,0	3,9	0,4	2,8	3,4	1,1

Aehnliche Resultate ergibt übrigens auch die Untersuchung von Gneis, Glimmerschiefer oder anderen Gesteinen; die Differenzen betreffen nur die Mengen der einzelnen Bestandteile, es kehren also immer dieselben Elemente in wechselnder Quantität wieder. Pulverisiert man demnach ein solches Gestein, so erhält man einen Boden, der von den wichtigen Nährstoffen der Pflanzen die Metalle K, Ca, Mg und Fe enthält; es fehlen ihm aber auch Schwefelsäure und Phosphorsäure nicht vollkommen, sie wurden nur, weil sie in verhältnismäßig geringer Menge auftreten, meist übersehen, aber wenn sie gesucht wurden, konnten sie überall gefunden werden (MAYER, Agrik.-Chem., II 1), und zwar die Schwefelsäure als Gips, die Phosphorsäure als Apatit. Beide treten in den Gesteinen in nicht geringerer Menge auf als in fruchtbarem Ackerboden. Wenn wir nun auch zu einem derartigen pulverisierten Granit etwa noch das einzige fehlende oder jedenfalls nur in sehr geringer Menge vorhandene Element, den Stickstoff, in Form von Salpetersäure zugeben, so würden Kulturversuche in diesem Substrat zweifellos doch ein sehr klägliches Resultat geben, weil ja die Basen nicht wie in der Wasserkultur ausschließlich an Salzsäure, Schwefelsäure, Phosphorsäure und Salpetersäure, sondern in überwiegender Masse an Kieselsäure gebunden sind und so größtenteils recht unlösliche Verbindungen vorstellen, zumal wenn sie wie gewöhnlich als Doppelsilikate auftreten. Bei der in der Jetztzeit herrschenden niedrigen Temperatur führt aber der zwischen Kohlensäure und Kieselsäure stattfindende Kampf dahin, daß sich die Kohlensäure einer größeren Anzahl von Basen bemächtigt. Die-

[1]) Eingehendere Angaben über die Eigenschaften des Bodens, als wir sie hier geben können, findet man bei A. MAYER, Agrik.-Chem. und RAMANN, Bodenkunde.

selben werden dadurch in lösliche Verbindungen übergeführt; das Gestein *verwittert*, wie man zu sagen pflegt, obwohl bei diesem Prozeß Wind und Wetter, also Sauerstoff und Wasser, viel weniger beteiligt sind als die Kohlensäure; freilich bedarf die letztere des Wassers um einzuwirken. So geht also die Kohlensäure mit verschiedener Geschwindigkeit an Na, Ca, K und Mg der Silikate über, dagegen vermag sie die Kieselsäure nicht aus ihrer Al-Verbindung zu verdrängen. Nun bestehen aber die Urgesteine meistens aus einem Gemisch verschiedener Mineralien von ganz verschiedener Verwitterungsfähigkeit. Wenn wir uns an den Granit halten, so sind in diesem die Gemengteile Quarz und Glimmer außerordentlich beständig, dagegen verwittert der Feldspat (ein Doppelsilikat von Aluminium mit Kalium oder Natrium) leichter. Durch Einwirkung der Kohlensäure entsteht aus ihm einmal kohlensaures Natrium bezw. Kalium, und diese werden im Wasser gelöst, andererseits wasserhaltiges Aluminiumsilikat (Kaolin, Ton); letzteres ist zwar vollkommen unlöslich, aber weil es sehr feinkörnig ist, kann es vom Wasser verschwemmt und als „Tonboden" wieder abgesetzt werden. Wenn nun das ursprünglich so feste Gestein auf diese Art eines Bestandteiles beraubt wird, so entstehen Lücken und Hohlräume, in welchen dann neue Angriffspunkte für die Kohlensäure, zugleich aber auch für gewisse physikalische Wirkungen des Wassers, auf die hier nicht eingegangen werden soll, gegeben sind. Die Folge dieses Prozesses ist die Zerlegung der Granitfelsen in eine Masse von Feldspat-, Quarz- und Glimmerkörnern, die, wenn sie mit dem verbindenden Kaolin dem Urgestein noch aufgelagert bleiben, einen *ursprünglichen*, wenn sie durch fließendes Wasser verschwemmt und wieder abgelagert sind, einen *Verschwemmungsboden* bilden. Ein solcher hat aber für die Pflanze vor dem ursprünglichen Granit zwei Vorzüge: einmal ist er eine lockere Masse, kein festes Gestein mehr, die Pflanzenwurzeln vermögen also in ihn einzudringen, zweitens enthält er wasserlösliche Bestandteile und läßt solche fortwährend weiter entstehen, bis die letzten Feldspatmassen verschwunden sind. Das Wasser, das in einem solchen Boden kapillar festgehalten wird, und ebenso dasjenige, was ihn durchfließt, enthält daher immer gelöste Substanzen, aber freilich meist nur in geringer Menge. Einige Analysen von Bächen und Flüssen, die ihre Quellen im Urgestein haben, werden uns darüber belehren (KNOP 1868, Anmerkungen S. 124): (s. Tab. S. 103.)

Vergleichen wir den Gehalt dieser natürlichen Gewässer an Aschensubstanzen mit den Nährlösungen unserer Wasserkulturen, so finden wir ihn etwa nur 100mal so gering als dort und zudem vielfach noch aus unnötigen Stoffen bestehend. Es ist also klar, daß eine Hafer- oder Maispflanze, auch wenn die Phosphorsäure und Salpetersäure in so großer Menge vorhanden wären, daß sie der Analyse nicht entgehen könnten, doch schwerlich in einem derartigen Wasser gedeihen könnte. Von ähnlicher Zusammensetzung ist auch das Wasser in anderen Flüssen, in Teichen und in Seen; wenn öfter einen größeren Trockenrückstand aufweist als die Bäche Urgestein, so rührt dieser vorzugsweise von dem reichlich her. Man versteht daher, daß viele Wasserpflanzen Boden senden und ohne Nährstoffaufnahme aus ih deihen vermögen (POND 1903).

Auch das im gewöhnlichen Erdboden enthal

Ein Liter enthält	Gletscherbäche aus kristallinischem Schiefer		Ein Liter enthält	Gebirgsbäche in Granit u. Gneis	
	Möll bei Heiligenblut	Oetz		Regen bei Zwiesel	Iltz oberh. Hals b. Passau
Kohlens. Kalk	0,0084	0,00450	Chlornatrium	0,0025	0,0059
Kohlens. Talkerde	0,0035	0,00005	Natron	0,0058	0,0043
Kieselsäure	0,0072	0,00868	Kali	0,0096	0,0058
Eisenoxyd	0,0010	—	Kalk	0,0154	0,0092
Manganoxyd	0,0032	—	Talkerde	0,0026	0,0029
Tonerde	Spur	—	Eisenoxyd	0,0009	0,0027
Schwefels. Talkerde	—	0,01301	Schwefelsäure	0,0020	—
Schwefels. Natron	0,0009	—	Kieselsäure	0,0072	0,0095
Chlornatrium	—	0,00043	Unlöslich	0,0018	0,0052
Schwebende Teile	0,0019	0,00853	Kohlensäure und Organisches	0,0335	0,0450
	0,0261	0,03520		0,0813	0,0905
			Ohne CO_2 u. organ. Substanz:	0,0478	0,0455

ähnliche Zusammensetzung und ähnliche Konzentration aufweisen wie das Quell- und Flußwasser, und man begreift nicht, wie es den Landpflanzen möglich ist, einen derartigen Boden zu besiedeln. Es lehrt aber auch die Beobachtung in der Natur, daß auf solchen ursprünglichen Verwitterungsböden niemals Pflanzen von der Organisationshöhe und den Ansprüchen, wie sie Hafer und Mais machen, vorkommen, sondern weit anspruchslosere Organismen. In den Urgebirgen erfolgt die Besiedelung der verwitterten Felsen immer zuerst durch Kyanophyceen und Flechten, die zwar, wie wir annehmen müssen, qualitativ dieselben Ansprüche machen wie andere Pilze und Algen (S. 94), die aber mit sehr viel geringeren Quantitäten zufrieden sind, wohl weil sie ein außerordentlich langsames Wachstum haben, bezw. bei den Bedingungen eines so geringen Wachstums existieren können. Eine höhere Pflanze mit regerem Stoffwechsel würde sich unter solchen Umständen zu Tode wachsen. Sowie aber die Besiedelung eines ursprünglichen Bodens mit Flechten und Kyanophyceen einmal eingetreten ist, so folgen ihnen bald auch Moose, Farne und schließlich Phanerogamen. Das Substrat geht dadurch immer mehr aus dem Zustand eines natürlichen Verwitterungsbodens in einen „Vegetationsboden" über; denn jede Generation von Pflanzen macht den Boden für die folgende geeigneter, obwohl sie ihm doch Nährstoffe entzieht. Es geschieht dies einmal dadurch, das alle Pflanzen Kohlensäure ausscheiden, die, wie wir sahen, verwitternd wirkt; und zweitens dadurch, daß die absterbenden Teile der Pflanzen, und zwar nicht nur die im Boden befindlichen Wurzeln, sondern auch die oberirdischen Teile: Blätter, Zweige, schließlich sogar Aeste und Stämme wieder in den Boden gelangen und dort eine Zersetzung erfahren. Dabei wird ihre organische Substanz einerseits völlig zerstört, und es entsteht u. a. Kohlensäure, andererseits wird sie in die schwer weiter zersetzbaren Humussubstanzen übergeführt, deren Farbe der Erdboden sein braunes bis schwarzes Aussehen verdankt. Durch die Kohlensäureproduktion bei der Zersetzung der Pflanzenreste ist die Bodenluft

stets sehr reich an diesem Gas — WOLLNY (1897, 145) gibt einen Minimalgehalt von 0,7 Proz. im Winter an (vgl. auch STOKLASA 1905) — so daß auch aus diesem Grund der Pflanzenbestand weiter aufschließend auf die Gesteinsmassen des Bodens wirkt. Durch die Humussubstanzen treten weitere wichtige Veränderungen des Erdbodens ein, sowohl in physikalischer, wie in chemischer Richtung. In physikalischer Beziehung insofern, als die Humusteilchen, vielfach zwischen den Mineralteilen eingelagert, eine Lockerung des Bodens bewirken, und weil sie seine Wasserkapazität ganz bedeutend erhöhen (S. 32). Die chemische Veränderung beruht auf dem Hinzukommen der eigentlichen Huminsubstanzen. Von diesen wollen wir, da sie für die Mehrzahl der Pflanzen als Nährstoffe nicht in Betracht kommen, an dieser Stelle nur sagen, daß sie wenig genau bekannte Verbindungen der Elemente H, O, N und C sind, die zum Teil chemisch sehr indifferent sind, zum Teil aber auch den Charakter von Säuren aufweisen. Auf letztere werden wir alsbald zurückkommen. Neben den Huminsubstanzen enthält aber der Humus auch noch die Aschenbestandteile der Pflanzen, aus denen er entstanden ist, und zwar in einer Form, die eine Auswaschung durch Wasser erschwert, ohne die Aufnahme durch die Pflanzen zu beeinträchtigen.

Wir wenden uns damit zu einem Phänomen, das von großer Wichtigkeit für die Vegetation ist, und das man unter dem Namen „Bodenabsorption“ kennt. Man versteht darunter die Fähigkeit des Bodens, manche Stoffe aus einer wässerigen Lösung an sich zu reißen.

Zum Zweck der Demonstration solcher Absorptionsvorgänge kann man z. B. eine Lösung von Indigokarmin, oder eine gelbgefärbte Jauche durch eine Erdschicht von einiger Dicke durchfiltrieren lassen, und man wird finden, daß beide Lösungen farblos ablaufen. Wäre die Absorption auf Farbstoffe beschränkt, so hätte das schwerlich für die Pflanzenwelt eine Bedeutung; es werden aber auch anorganische Salze im Boden festgehalten, so daß die Lösungen solcher, nachdem sie Bodenschichten passiert haben, an Konzentration abgenommen, auch wohl einzelne Bestandteile ganz verloren haben. Gießt man z. B. eine der S. 92 erwähnten Nährlösungen auf den Boden, so werden aus ihr K, Ca, Mg und Phosphorsäure festgehalten, und diesen Stoffen schließt sich das NH_3 sowie das als Pflanzennahrung minder wichtige Na an; die außer der Phosphorsäure in Betracht kommenden Säuren, die Salpeter-, Schwefel- und Salzsäure dagegen werden nicht absorbiert. Je nachdem nun die genannten Metalle aus der Reihe der Alkalien und Erdalkalien als Oxyde oder als Salze in den Boden gelangen, erfolgt die Absorption in verschiedener Weise; wir folgen im wesentlichen AD. MAYER (Agrik.-Chem., II, 1), wenn wir die nachstehende Uebersicht über diese Vorgänge geben:

1. Die Nitrate, Sulfate und Chloride der genannten Metalle erfahren im Boden eine Umsetzung in dem Sinne, daß das Metall, das sie mitbringen, gegen ein anderes im Boden vorhandenes ausgetauscht wird. Dieses letztere geht also in Lösung, das erstere wird absorbiert. Dabei hat sich gezeigt, daß Kalium stärker als Ammonium absorbiert wird, dieses stärker als Magnesium etc., so daß man sagen kann in der Reihe K, (NH_4), Mg, Na, Ca vermag immer ein weiter vorn stehendes Element ein weiter hinten stehendes aus seiner Bindung zu verdrängen, insbesondere gehen demnach häufig bei Zugabe von

Alkalisalzen zum Erdboden Kalksalze in Lösung. Dies ist aber durchaus keine Regel ohne Ausnahme, es kann vielmehr auch umgekehrt Kalium durch Ammonium und Na verdrängt werden. Absorption und Lösung werden durch die Masse der aufeinander wirkenden Stoffe beeinflußt. Austausch der Basen findet vor allen Dingen statt, wenn im Boden Doppelsilikate vorhanden sind, die neben Tonerde noch eine akzessorische Base enthalten. Letztere ist dann austauschfähig, während das Aluminium dauernd mit der Kieselsäure verbunden bleibt. Aehnlich wie die Doppelsilikate, aber schwächer, wirken auch Humate.

2. Oxyde der Alkalien und Erdalkalien, ebenso deren Oxydhydrate werden in erster Linie durch die Humussäuren absorbiert, wobei dann nicht wie im ersten Fall ein Austausch erfolgt. Aehnlich wie Humussäuren können wieder Doppelsilikate und auch reines Kaolin wirken.

3. Von Säuren wird, wie erwähnt, nur die Phosphorsäure festgehalten, und das geschieht, einerlei ob sie als Salz oder in freiem Zustande auftritt, durch kohlensauren Kalk und noch fester durch Eisenoxydhydrat.

Die kurz geschilderte Absorption findet nur dann statt, wenn gewisse Tone (Zeolithe), Kalk oder Humus im Boden zugegen sind. In reinem Quarzsand fehlt sie vollkommen. Ihre Bedeutung für die Pflanze besteht zunächst darin, daß in einem Verwitterungsboden, der anfänglich arm an Pflanzennährsalzen ist, allmählich eine Anreicherung an solchen stattfinden kann. Ferner sind die im Boden absorbierten Stoffe durch die Absorption vor dem Ausgewaschenwerden durch den Regen in hohem Maße geschützt, können aber doch durch die Pflanze aufgenommen werden. Der Schutz gegen Auswaschung ist allerdings kein absoluter, aber es bedarf nach den Untersuchungen von Peters (1860) doch meist ganz beträchtlicher Wassermengen, um einen absorbierten Körper aus der Erde zu entfernen, so waren z. B. 28000—36000 Teile Wasser zur Lösung von 1 Teil absorbierten Kalis nötig. Schließlich ist noch von höchster Wichtigkeit der Umstand, daß die einzelnen absorbierten Stoffe, wenn sie auch in eine sehr feste Bindung eingehen, doch immer in außerordentlich feiner Verteilung im Erdboden enthalten sind; daß sie in solcher Gestalt ungleich viel leichter der Pflanze zugänglich sind, wird sich in der Folge ergeben.

Die Pflanze findet also im Boden eine höchst verdünnte Nährlösung vor, und wenn sie aus dieser die für sie wichtigen Salze entnimmt, so müssen dafür andere, bisher absorbiert gewesene, in Lösung gehen. Jedoch darf man nicht glauben, daß sie auf die gelösten Stoffe allein angewiesen sei, vielmehr vermag sie sich auch feste Partikel nutzbar zu machen, indem sie diese auflöst. Wenngleich solche Lösungserscheinungen gerade auch bei niederen Pflanzen, z. B. in exquisitem Maßstab bei Flechten und Pilzen beobachtet werden können, so wollen wir uns doch, um nicht zu ausführlich zu werden, auf die Betrachtung der höheren Pflanzen beschränken und bei dieser Gelegenheit einige Eigenschaften des Wurzelsystems, das ja im allgemeinen die Aufnahme der Mineralsubstanzen besorgt, kennen lernen. Da die Wurzel auch der Wasseraufnahme dient, so wurde schon früher (S. 32) ihre Ausbreitung im Boden besprochen. Im allgemeinen findet die Wurzel Wasser und Nährsalze an der gleichen Stelle, und

es sind wenige Einrichtungen bekannt, die als besondere Anpassungen zur Aufnahme der Nährsalze betrachtet werden können. Dahin gehört vor allen Dingen das Verwachsen der Wurzelhaare mit den Bodenpartikelchen, und das ist ein Punkt, auf den wir früher nicht eingegangen sind. Die im Boden erwachsenen Wurzelhaare können nicht die regelmäßige Gestalt haben wie im Wasser entstandene, z. B. die von Hydrocharis; bei ihrem Längenwachstum stoßen sie überall auf Widerstände, die sie nicht überwinden, die sie nur umgehen können. Dabei wird aber das Wurzelhaar unregelmäßig (Fig. 21) und es legt sich den Widerständen, d. h. den kleinen Bodenpartikeln so fest an, daß man wohl von einer Verwachsung reden kann. In der Tat bleiben an den Strecken einer Wurzel, die mit Wurzelhaaren bedeckt ist, die Erdteilchen anhaften, wenn die Pflanze vorsichtig aus dem Boden genommen wird, und es heben sich demnach diese Teile deutlich von den weißen Wurzelspitzen ab, die noch keine Wurzelhaare haben und ebenso von den älteren Wurzelpartien, die die Haare schon wieder verloren haben. Die Erde umgibt die Wurzel in Form eines sogen. Höschens (Fig. 22). Die innige Verwachsung mit den Bodenpartikelchen erleichtert nun der Wurzel die Aufnahme derjenigen Substanzen, die durch Aufschließung des Bodens in Lösung gehen. Die Aufschließung aber wird gefördert durch gewisse Ausscheidungen aus den Wurzelhaaren.

Fig. 21.

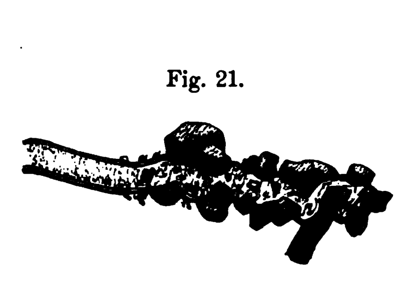


Fig. 21. Spitze eines Wurzelhaares mit Bodenteilchen verwachsen. Vergr. 240. Aus „Bonner Lehrbuch“.

Fig. 22.

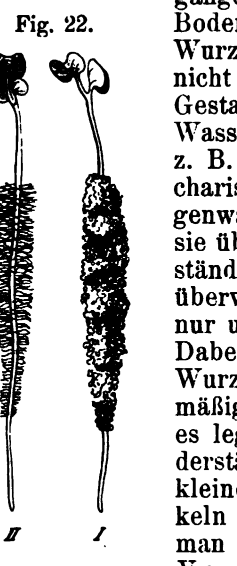


Fig. 22. Keimpflanze des weißen Senf. *I* direkt aus der Erde genommen, mit anhaftenden Erdpartikeln. — *II* nach Abwaschen in Wasser. — Nach SACHS, Vorlesungen.

Schon lange bekannt sind die in der Natur vorkommenden Wurzelabdrücke auf Kalkstein. SACHS (Handb. S. 189) hat sie künstlich nachgeahmt, indem er Tafeln von poliertem Marmor in einen Blumentopf legte, mit weißem Sand überdeckte und dann Pflanzen ihre Wurzeln auf dem Marmor ausbreiten ließ. Nach mehreren Tagen oder Wochen zeigten sich auf der Platte Korrosionsfiguren, die mit dem Wurzelverlauf übereinstimmten; und zwar fand sich der Verlauf der Hauptwurzel und der Nebenwurzeln, soweit sie dem Marmor dicht angelegt waren, bei der Bohne z. B. durch scharfe, etwa $^1/_2$ mm breite, aber wenig tiefe Rinnen eingezeichnet, und daneben war eine duftige, wolkige Rauhigkeit zu bemerken, die von den Wurzelhaaren herrührte. Aehnliche Erfolge erhielt SACHS bei Verwendung von Dolomit, Magnesit und Osteolith; sie beweisen, daß neben kohlensaurem Kalk auch kohlensaures Magnesium und phosphorsaurer Kalk gelöst werden können. Einen Teil dieses Erfolges darf man zweifellos der Kohlensäure zuschreiben, die von den Wurzelhaaren

wie von allen lebenden Zellen ausgeschieden wird. Czapek (1896) glaubte nachgewiesen zu haben, daß die lösende Wirkung der Wurzel ausschließlich oder überwiegend auf dieser Kohlensäureausscheidung beruhe, doch zeigte Prianischnikow (1904), daß seine Argumente nicht stichhaltig sind. Tatsächlich entzieht auch die Pflanze einem Boden viel mehr Nährstoffe, als man mit kohlensäurehaltigem Wasser aus ihm herauszulösen vermag. So sagt z. B. schon Liebig (1862, II, S. 108):

„Eine junge Roggenpflanze, in einen fruchtbaren Boden versetzt, entwickelt darin oftmals einen Busch von 30—40 Halmen, jeden mit einer Aehre, und liefert den tausend- und mehrfältigen Ertrag von Körnern, und sie empfängt ihre mineralische Nahrung aus einem Erdvolum, welches beim andauerndsten Auslaugen mit reinem oder kohlensäurehaltigem Wasser noch nicht den hundertsten Teil der Phosphorsäure und Stickstoffmenge, und noch nicht den fünfzigsten Teil des Kalis und der Kieselsäure abgibt, welche die Pflanze aus der Erde aufgenommen hat. Wie läßt sich unter solchen Verhältnissen annehmen, daß das Wasser ausreichend gewesen wäre, um durch sein Auflösungsvermögen allein alle die Stoffe übergangsfähig in die Pflanze zu machen, die wir darin vorfinden?“

Um Anhaltspunkte zu gewinnen, wieviel für die Pflanze zugängliche Nährstoffe ein Boden enthält, wird von den Agrikulturchemikern eine Auslaugung des Bodens nicht mit kohlensäurehaltigem Wasser, sondern mit einer verdünnten (1 Proz.) Zitronensäure vorgenommen; denn es hat sich gezeigt, daß die Pflanze etwa soviel Stoffe aufzunehmen vermag, als ob sie schwache Zitronensäure ausschiede. In der Tat hat neuerdings Kunze (1906) die früher schon vielfach behauptete Ausscheidung von Säuren aus Wurzelhaaren wenigstens für manche Pflanzen ganz sichergestellt; in einigen Fällen gelang es, nachzuweisen, daß Ameisensäure ausgeschieden wird, in anderen wissen wir noch nichts über die chemische Natur der betreffenden Säure. Manche Pflanzen scheiden so wenig Säure aus den Wurzelhaaren aus, daß eine Rötung von Lackmus nicht mehr eintritt. Es ist übrigens noch zu bemerken, daß nicht nur die aus lebenden Zellen stammenden Stoffe für die Aufschließung des Bodens von Wichtigkeit sind. Auch aus den toten Wurzelhaaren können sauere Säfte in den Boden gelangen, und wir wissen, daß die Wurzelhaare sehr kurzlebig sind. In gleicher Weise werden auch die sich ablösenden, degenerierenden Zellen der Wurzelhaube auf schwerlösliche Mineralien einwirken. — Wenn schwerlösliche Stoffe von der Pflanze aufgenommen werden sollen, so müssen sie vor allem sehr fein gepulvert werden, sie müssen also eine sehr viel größere Angriffsfläche darbieten, als das bei Platten der Fall ist. So haben wir schon in der v. d. Croneschen Nährlösung fein gepulvertes Calciumphosphat und Ferrophosphat als Bezugsquellen der Pflanze für Eisen und Phosphorsäure kennen gelernt, und andere Erfahrungen haben gezeigt, daß Aluminiumphosphat und sogar Glimmer (Prianischnikow 1905b) verwendet werden können, wenn die Pflanze Gelegenheit hat, an vielen Punkten mit diesen Stoffen in Berührung zu kommen. Erwähnt mag noch werden, daß eine Erschließung von Nährstoffen auch in der Weise ermöglicht wird, daß die Wurzel durch Aufnahme gewisser Kationen die Nährlösung ansäuert, worauf dann diese lösend wirkt. So zeigte Prianischnikow (1901), daß Gramineen die schwerstlöslichen Phosphor-

säurequellen (Apatit) nur dann ausnutzen können, wenn ihnen der Stickstoff (statt als Salpeter) als Ammoniumsulfat zur Verfügung gestellt wird. Er erklärt diese Tatsache durch rasche Aufnahme des NH_4-Ions; dann bleibt die Schwefelsäure übrig und wirkt auf das Calciumphospat lösend. Neuere Untersuchungen desselben Autors (1905a) ergaben die gleiche aufschließende Wirkung des Ammoniumnitrats; ob auch dieses Salz in ähnlicher Weise wirkt wie das Sulfat, muß dahingestellt bleiben. — Es ist sehr wahrscheinlich, daß unter natürlichen Bedingungen vielfach auch Bakterien an der aufschließenden Tätigkeit im Boden einen starken Anteil nehmen (KOCH 1906): wie weit solche in PRIANISCHNIKOWS Versuchen mitgewirkt haben, läßt sich zur Zeit nicht sagen.

Es wurde oben das rasche Absterben und die fortwährende Neubildung der Wurzelhaare erwähnt, und das ist ein zweiter Punkt, der neben dem Verwachsen der Wurzelhaare mit den Bodenteilchen ganz besonders für die Nährsalzaufnahme aus dem Boden von Wichtigkeit ist. Unzählige Wurzelhaare entstehen so Tag für Tag an einer größeren Pflanze, dringen in neue Bodenmassen ein, umwachsen die Bodenteilchen und entziehen ihnen die absorbierten Nährsalze oder machen feste Teile löslich. So wird ein immer größerer Umkreis der Pflanze von dieser ausgenutzt. — Für die Aufnahme des Wassers sowie der in ihm gelösten Stoffe wäre wohl die fortdauernde Eroberung neuer Bodenteilchen weniger wichtig, da ja nach jeder Aufnahme von Bodenflüssigkeit an einer bestimmten Stelle sofort wieder eine Bewegung stattfindet, die einen Ausgleich herbeiführt. Eine solche Fernwirkung ist aber bezüglich der festen Stoffe nicht möglich, und deshalb ist für deren Aufnahme Verwachsung und Neubildung von Wurzelhaaren von so besonderer Bedeutung. Stellen somit die Wurzelhaare das gewöhnliche Organ der Nährstoffaufnahme vor, so gibt es doch zahlreiche Pflanzen, bei denen sie normal vollkommen fehlen, oder unter gewissen Bedingungen — z. B. in Wasserkultur — nicht ausgebildet werden. Dann werden die Nährstoffe entweder durch gewöhnliche Epidermiszellen aufgenommen, oder — und das ist ein sehr häufiger Fall — durch Pilze, die an und in der Wurzel leben (vgl. Vorl. 18). An der normalen Wurzel können auch die jungen Epidermiszellen, die noch keine Haare ausgebildet haben, Nährstoffe aufnehmen (KNY 1898).

Endlich ist hier noch ein dritter Punkt zu besprechen. Es ist von verschiedenen Forschern gezeigt worden, wie die Wurzeln die Aufnahme der Nährstoffe auch dadurch fördern, daß sie sich in einem nährstoffreichen Boden viel stärker verzweigen als in einem nährstoffarmen. NOBBE (1862 u. 1868) erwies dies dadurch, daß er Klee und Mais in einem Boden kultivierte, der durchweg aus derselben Grundsubstanz bestand, von welcher aber Schichten, die unverändert blieben, abwechselten mit anderen, die mit Nährlösung begossen waren. Entsprechende Erfahrungen machte THIEL (zitiert bei SACHS, Handbuch, 178) und neuerdings HÖVELER (1892) mit Böden, die aus abwechselnden Sand- und Humuslagen bestanden. Es fehlt freilich nicht an Angaben (z. B. MOEBIUS 1904), nach denen die Wurzeln im nährstoffarmen Sandboden sich stärker verzweigen als im guten Boden, und auch diese Erfahrung kann biologisch leicht gedeutet werden. Weitere Studien müssen aber zeigen, ob die Differenz zwischen den verschiedenen Beobachtungen etwa darauf beruht, daß in einem Fa-

die ganze Wurzel, im anderen nur Teile von ihr in schlechtem Boden sich befanden. Es verdient hier auch noch hervorgehoben zu werden, daß mehrfach (vgl. BENECKE 1903) eine Wachstumssteigerung an Wurzeln in nährstoffarmen, besonders in stickstoffarmen Medien beobachtet wurde.

Nachdem wir nun berichtet haben, in welcher Form die Pflanze die Nährstoffe im Boden findet, und wie sie mit Hilfe der Wurzeln dieselben aufnimmt, bleibt uns noch zu besprechen übrig, inwieweit Verschiedenheiten in der chemischen Zusammensetzung des Bodens seine Besiedelung mit Pflanzen beeinflussen. Wie die erste Besiedelung eines Felsens und seine Umwandlung im Boden unter dem Einfluß der genügsamsten Pflanzen vor sich geht, das wurde schon mitgeteilt. Auch wurde darauf hingewiesen, daß durch die Humusbildungen, die übrigens nicht nur aus Pflanzen-, sondern auch aus Tierresten hervorgehen, die Fruchtbarkeit des Bodens zunimmt. In der Natur gibt es nun aber Böden, die tatsächlich vegetationsfrei sind, und das kann sehr verschiedene Gründe haben. Die schwere Zersetzbarkeit gewisser Mineralien dürfte an erster Stelle zu nennen sein, und Beispiele für solche liefern etwa die Laven, die nur äußerst langsam von einer Vegetation bedeckt werden. (Man vergleiche TREUB [1888] über Krakatau, SCHIMPER [1898, 200] über Gunung Guntur.) Daneben mag es wohl, wenn auch selten, vorkommen, daß ein Gestein zwar verwittert, aber die für die Pflanze notwendigen Elemente nicht alle enthält, und andrerseits kann auch ein zu großer Gehalt an Mineralsalzen, z. B. an Kochsalz etc., das Aufkommen der Pflanzen verhindern, oder es kann schließlich an Wasser fehlen. Solche vegetationslose Teile der Erde nennt man Wüsten. Der größere Teil der Erdoberfläche bietet indes den Pflanzen die zum Gedeihen nötigen chemischen Bedingungen in reichlichem Maße und ist deshalb auch mit Vegetation bedeckt, aber diese Pflanzendecke trägt an verschiedenen Orten ein sehr verschiedenes Gepräge. Soweit wir über die Ursachen dieser Verschiedenheit orientiert sind, müssen wir sagen, daß vor allen Dingen das Klima und der Boden maßgebend für die Verteilung der Pflanzen sind. An dieser Stelle interessiert uns natürlich nur der Boden, und wir wollen z. B. auf die lang bekannte Tatsache hinweisen, daß ein salzhaltiger Meeresstrand ebenso seine eigenartige Flora hat, wie im Binnenland der kalkhaltige Boden eine andere Pflanzengenossenschaft zu tragen pflegt als kalkarmer Sand oder Urgestein. Man unterscheidet in der Pflanzengeographie zwischen Pflanzen, die in hohem Grade an eine bestimmte Bodenbeschaffenheit gebunden sind und solchen, die auf verschiedenen Böden zu gedeihen vermögen; die einen hat man als „bodenstete“, die anderen als „bodenvage“ Pflanzen bezeichnet.

So gibt es eine ganze Reihe von „Salzpflanzen“, die in der Natur vorzugsweise oder ausschließlich auf einem Boden vorkommen, der viel Chlornatrium enthält, also z. B. am Meeresstrand, wo man im allgemeinen einen Kochsalzgehalt von rund 3 Proz. im Boden voraussetzen darf. Soviel wir wissen, spielt aber das Kochsalz in ihrem Stoffwechsel keine andere Rolle, als bei der übrigen Pflanzenwelt, und dementsprechend können sie auch mit Spuren davon, vielleicht auch ganz ohne solches, existieren. Was sie vor anderen Pflanzen voraus haben, ist vor allem ihre Fähigkeit, Mengen von Chlornatrium ertragen zu können, die den Nichtsalzpflanzen direkt

verderblich sind. Vermöge dieser Resistenz also halten sie sich an Orten, an denen die anderen Pflanzen ausgeschlossen sind, während sie auf gewöhnlichem Boden meistens der Konkurrenz der letzteren unterliegen. Die Schädigungen der gewöhnlichen Pflanzen durch den Salzboden werden einesteils durch die osmotische Wirkung der konzentrierten Bodenflüssigkeit, also durch erschwerte Wasseraufnahme bewirkt, andererseits hat aber allem Anschein nach auch das aufgenommene Kochsalz gewisse Nachteile, die noch nicht ganz aufgeklärt sind. Die Salzpflanzen nun begegnen der Erschwerung der Wasseraufnahme damit, daß sie insgesamt haushälterisch mit dem Wasser umgehen, also die Transpiration durch die bekannten Mittel herabsetzen, denen sie dann natürlich auch einen eigenartigen Habitus verdanken. Interessant ist, daß einzelne unter ihnen einer zu großen Anhäufung von Chlornatrium in den Geweben durch Salzausscheidung aus Hydathoden vorbeugen (vgl. S. 71).

Viel weniger Einsicht haben wir zurzeit in die Ursachen, welche es bewirken, daß manche Pflanzen mit Vorliebe auf kalkreichem, andere auf kalkarmem Boden wachsen. Beide Vorkommnisse stehen offenbar nicht in direkten Beziehungen zu den Bedürfnissen, die diese Pflanzen an dem Element Ca als Nährstoff haben. Denn es ist durchaus nicht wahrscheinlich, daß die gewöhnlichen Sandböden so arm an Ca sind, daß nicht alle Pflanzen die Mengen, die sie davon brauchen, ihnen entnehmen könnten. Andrerseits bedürfen offenbar auch die sog. kalkfeindlichen Pflanzen das Ca gerade so notwendig als die kalkliebenden, und sie nehmen auch tatsächlich aus dem Schiefer oder Urgestein, das sie bewohnen, beträchtliche Mengen davon auf. Die Lösung der Frage wird nun ganz besonders dadurch erschwert, daß sich ein und dieselbe Art nicht an allen Orten gleich verhält. Nur ganz wenige Pflanzen scheinen konstant den Kalkboden zu meiden, so z. B. gewisse Arten von Sphagnum und einige andere Wassermoose, die Mehrzahl der Desmidiaceen; von Phanerogamen: Sarothamnus scoparius, Castanea vesca, Pinus Pinaster. Gerade für die letztere Pflanze liegen zahlreiche, von VALLOT (1883) zusammengefaßte Untersuchungen vor, die zeigen, wie exklusiv sie in der Wahl des Bodens ist. Denn überall, wo ihr Vorkommen in einem Boden behauptet wird, der mehr als beiläufig 3 Proz. Kalk enthält, hat eine genauere Forschung feststellen können, daß lokale Verhältnisse (Oasen von kalkarmem Gestein) ihre Existenz ermöglichen. Von großem Interesse sind auch die Versuche, die Dr. BONNET (VALLOT 1883, S. 202) in Dijon gemacht hat, und die MAGNIN (nach ROUX 1900, S. 131) in Besançon bestätigen konnte. Dort wollte die Kastanie absolut nicht gedeihen, doch gelang es, sie zu üppigem Wachstum zu bringen, nachdem sie auf die kalkliebende Eiche gepfropft worden war. Es muß demnach die Wurzel der Pflanze durch ein Zuviel von Kalk im Boden geschädigt werden, und für die Richtigkeit dieser Annahme würde auch das mehrfach beschriebene Verhalten von Sphagnum sowie der Pflanzen, die in der Natur mit ihm vergesellschaftet zu sein pflegen, z. B. Drosera, sprechen. Nach Begießen mit kalkhaltigem Wasser gehen diese Pflanzen rasch zugrunde. Für eine ganze Anzahl von Sphagnumarten ist von PAUL (1906) nachgewiesen worden, daß sie eine Lösung von 0,03 bis 0,008 Proz. $CaCO_3$ nicht ertragen können, während sie für Gips ziemlich unempfindlich sind. Aehnliche Resultate hatte schon OEHLMANN

(1898) erhalten, und die anders lautenden Angaben von Weber (zit. bei Solms-Laubach 1905) sind nicht ganz verständlich.

Schon aus dem Umstande, daß $CaSO_4$ nicht schädlich wirkt, während $CaCO_3$ rasch zum Absterben führt, kann man schließen, daß nicht etwa das Ca-Ion eine Giftwirkung ausübt. Vielmehr dürfte eine sekundäre Wirkung des Kalkes maßgebend sein. Das läßt sich auch aus den Untersuchungen von Fliche und Grandeau (1873) entnehmen. Diese Forscher analysierten die Asche von Bäumen, die auf Normalboden gewachsen waren und verglichen sie mit der von anderen Exemplaren, die auf einem kalkreichen Boden eine kümmerliche Existenz geführt hatten; da stellte sich heraus, daß auch auf dem Kieselboden 40—45 Proz. der Asche aus Kalk bestand, daß aber auf dem Kalkboden der Kalkgehalt auf 56—75 Proz. gestiegen war, während gleichzeitig die Aufnahme des Kalis wesentlich beeinträchtigt worden war (von 16 bezw. 22 Proz. auf 4 bezw. 6 Proz.). Es wäre denkbar, daß die Verminderung der Kalizufuhr einfach dadurch zustande kommt, daß der kohlensaure Kalk die sauren Wurzelausscheidungen rasch neutralisiert und so die aufschließende Wirkung derselben auf die schwer löslichen Gesteine aufhebt. Es erscheint aber recht wahrscheinlich, daß die kalkfeindlichen Pflanzen ein ziemlich großes Bedürfnis nach Kali haben. So erwähnt Arnold Engler (1901), daß die „kalkfeindliche" Kastanie auf kalkreichen Sandsteinen und Mergeln gedeihen kann, wenn diese zugleich kalireich sind. Neben der Verminderung des Kaligehaltes tritt aber auf Kalkboden auch eine Abnahme des Mg- und Fe-Gehaltes ein. Namentlich Schimper (1898, 110) sucht deshalb im Eisenmangel die Ursache des schlechten Gedeihens der Kieselpflanzen auf Kalkboden. Für diese Ansicht kann man die Tatsache ins Feld führen, daß die kalkfeindlichen Pflanzen auf Kalkboden chlorotisch werden (Roux 1900), und daß man (nach mündlicher Mitteilung von Prof. Stahl) diese Chlorose durch Begießen mit Eisenlösung heilen kann.

Ein vollkommener Einblick in die Ursachen der Kalkfeindlichkeit mancher Pflanzen fehlt uns also zur Zeit noch, und wir sind auf die genannten Vermutungen angewiesen. Nicht besser steht es bezüglich der kalkliebenden Pflanzen. Daß diese etwa der Kieselsäure ausweichen, wie man früher wohl glaubte, ist gänzlich ausgeschlossen. Daß sie mehr Kalk ertragen können als die anderen, das ergibt der Augenschein, was ihnen aber der viele Kalk nützt, das erscheint unverständlich. Es ist das Verdienst Thurmanns (1849), auf die physikalischen Verschiedenheiten zwischen Kalk- und Sandböden hingewiesen zu haben, insbesondere die Wasserarmut der ersteren, den Wasserreichtum der letzteren, freilich sehr einseitig, als maßgebend für die Pflanzenverteilung bezeichnet zu haben. Nach Thurmann sind die kalkliebenden Pflanzen Xerophyten, die kalkfeindlichen Hygrophyten, und in der Tat kann man wohl in den verschiedensten Gegenden Beispiele von Pflanzen finden, die gewöhnlich auf Kalk, ausnahmsweise aber auch auf Urgestein vorkommen, wenn dieses sehr trocken ist. So hebt z. B. Thurmann hervor, daß eine ganze Reihe von Kalkpflanzen im Süden Frankreichs auch auf Urgestein vorkommen. Es dürfte das indes nicht nur am Wassergehalt, sondern an den gesamten physikalischen Verhältnissen der Böden liegen, und unter diesen müssen jedenfalls auch die Temperaturverhältnisse besonders berücksichtigt werden. Diese sind in jüngster Zeit von

Wollny (1898) eingehend untersucht worden. Es zeigte sich, daß Quarzböden am schnellsten, langsamer Ton-, dann Kalk- und Magnesia-, schließlich am langsamsten die Humusböden dem Gang der Lufttemperatur folgen. Die Kalkböden mäßigen also die Temperaturextreme der Luft, sie sind im Sommer kühler, im Winter wärmer als die Sandböden. — Daß man aber, unter Berücksichtigung der chemischen und physikalischen Beschaffenheit des Bodens, doch noch nicht imstande ist, die Verbreitung der Pflanzen vollkommen zu erklären, das hat Nägeli (1865) in einer klassischen Abhandlung ausgeführt, in der er auf zwei neue, bis dahin völlig unbeachtete Gründe für die Verteilung der Pflanzen auf der Erde aufmerksam machte. Er geht aus von einer Tatsache, die oben schon berührt wurde, daß nämlich eine in bestimmter Gegend bodenstete Pflanze in anderer Gegend bodenvag sein kann, oder daß eine Art sich in einem Gebiet kalkscheu, im anderen kalkliebend zeigt. Berühmt ist Nägelis Beobachtung an Achillea atrata und moschata, und wir wollen uns an dieses Beispiel halten. Im Heu-Tal fand Nägeli diese beiden Arten streng bodenstet: atrata auf Kalk, moschata auf Schiefer; „wo der Schiefer mit Kalk wechselt, da hört auch immer moschata auf und atrata beginnt". An anderen Orten aber, an denen nur die eine Art vorkommt, findet diese sich ganz unabhängig von der Unterlage gleichmäßig auf Schiefer und Kalk. Die beiden Pflanzen sind also, solange sie einzeln auftreten, bodenvag, sowie sie miteinander in Konkurrenz treten, werden sie bodenstet; und zwar in dem Sinne, daß sie sich streng nach der chemischen Beschaffenheit des Bodens richten, von dessen physikalischen Verhältnissen aber ganz unabhängig sind, also gleich gut auf feuchten oder trockenen Stellen, auf Humus, im Sand, an Felsen gedeihen. Nur der Einfluß der Konkurrenz, des Kampfes, den insbesondere nahe verwandte Arten um den Boden führen, kann diese gegenseitige Ausschließung der genannten Achilleaarten verständlich machen. Jede Art bleibt nur auf dem Boden erhalten, auf dem sie ihre besseren Existenzbedingungen findet. Worin nun aber die Förderung von A. atrata durch Kalk, die von moschata durch den Schiefer besteht, das zeigt Nägelis Untersuchung nicht. Es mag daher darauf hingewiesen sein, daß diese Förderung auch nur eine ganz minimale zu sein braucht, und doch in der Natur sofort über „Sein oder Nichtsein" der Art entscheiden kann. Auch kennen wir ja Beispiele genug von rasch vordringenden amerikanischen Unkräutern bei uns, von der Vernichtung aboriginer Pflanzen, ja ganzer Floren in kurzer Zeit; auch da wissen wir nicht, was den Eindringlingen die gewaltige Ueberlegenheit über die eingesessene Flora gibt. Es genügt ein Hinweis auf unsere Kulturpflanzen, um uns zu zeigen, daß Organismen, wenn sie der Konkurrenz mit anderen entzogen sind, unter Verhältnissen gedeihen können, die ihnen im wilden Zustand ein Gedeihen nicht gestatten. Also wenn wir auch die Ursachen des Sieges von Achillea atrata im einen Fall, von moschata im anderen nicht kennen, so müssen wir doch mit der Konkurrenz, als mit einem höchst wichtigen Faktor rechnen, wenn wir die Verteilung der Pflanzen auf der Erde begreifen wollen.

Nägeli hat aber außerdem noch auf einen weiteren wichtigen Grund für das ungleiche Vorkommen der Pflanzen hingewiesen, den wir hier nur im Vorbeigehen streifen wollen: eine Pflanze kann in

einem Gebiete fehlen, das nach den physikalischen und chemischen Bedingungen des Bodens, nach der Pflanzengenossenschaft, die es beherbergt, sowie schließlich nach den allgemeinen klimatischen Verhältnissen für sie wie geschaffen ist, sie kann fehlen einfach aus dem Grunde, weil bis jetzt noch keine Samen von ihr an den Ort gelangt sind (historische Pflanzengeographie).

Mit diesen skizzenhaften Ausführungen müssen wir uns hier begnügen, weiteres findet man z. B. bei ENGLER (1879), SCHIMPER (1898) und SOLMS (1905). Eines wenigstens, so hoffen wir, wird aus unseren Erörterungen mit Klarheit hervorgehen, daß nämlich die aufgeworfenen pflanzengeographischen Fragen höchst komplizierte Probleme bieten, die sich nicht mit einem Schlagwort lösen lassen. In der Tat hat die unglückliche Manie, hier stets nur nach einer Ursache, anstatt nach den Ursachen zu suchen, nur dazu beigetragen, die Tatbestände zu verdunkeln. Wenn sich in der Zukunft eingehende Untersuchungen an diese Fragen anknüpfen, so werden sie wahrscheinlich noch mehr Ursachen aufdecken, als die oben besprochenen. Einen Erfolg aber werden sie gewiß nur dann haben, wenn sie mit dem bisherigen summarischen Verfahren brechen und dafür die Verhältnisse im einzelnen viel genauer beachten, sowohl was die Pflanzen, als was den Boden angeht; denn zweifellos wird man da viel mehr individuelle und spezifische Differenzen vorfinden, als man nach den älteren Arbeiten erwarten sollte.

Neben Salz-, Kalk- und Kieselboden wäre schließlich noch der „Humusboden" zu erwähnen, der durch eine eigenartige Pflanzengenossenschaft ausgezeichnet ist. Wir kommen auf ihn an anderer Stelle zurück (Vorl. 18).

Ehe wir aber mit der Betrachtung der Aschenbestandteile ganz abschließen, wollen wir noch einen Blick auf die Kulturpflanzen des Ackers und des Waldes werfen und damit auf ein weiteres Gebiet hinweisen, in dem die Mineralstoffe des Bodens von größter Wichtigkeit sind. In der Natur tritt, wie schon angedeutet, durch Besiedelung eines Bodens mit Pflanzen eine Bereicherung desselben an Nährstoffen ein, denn jede Pflanze gibt beim Absterben die Stoffe, die sie der Erde entzogen hat, wieder zurück und zwar in einer Form, die anderen Pflanzen leicht die Aufnahme gestattet. Freilich kehrt auch in der Natur nicht jedes Stoffteilchen in dieselbe Scholle zurück, aus der es stammt; der Wind und die Gewässer verschleppen manches Blatt und manchen Zweig, und bei größeren Katastrophen kann auch einmal ein ganzer Baum, ja selbst ein Wald mit all seinem Gehalt an Aschensubstanz, etwa durch eine Lawine, weit weg transportiert werden. Sind solche Dislokationen in der Natur Ausnahme, so sind sie in der Landwirtschaft Regel. Denn die fertige Pflanze wird ja geerntet, Früchte, Laub, sogar die Stengel werden oft vom Acker weggeführt; die Wurzeln bleiben eventuell an Ort und Stelle. Wenn nun auch die einzelne Pflanze eine geringe Menge von Asche enthält, so summiert sich das für ein ganzes Feld doch sehr bedeutend, und nach einer Tabelle bei CZAPEK, Biochemie II S. 842 entnimmt ein Hektar Feldgewächse oder Waldbäume pro Jahr etwa 50 bis 350 kg Asche aus dem Boden, z. B.:

Kiefer	Getreide	Buche	Kartoffel	Klee
49 kg	196 kg	210 kg	217 kg	34[illegible]

Bedenkt man, daß das Jahr für Jahr geschieht, so sieht man leicht ein, daß in kurzer Zeit alle im Boden absorbierten Nährstoffe verschwunden sein müssen und späterhin ein Pflanzenwuchs nur möglich ist, insofern der Boden noch verwitternde Bestandteile enthält. Die Verwitterung aber geht nie so rasch, daß unsere landwirtschaftlichen Kulturpflanzen dabei auf ihren Bedarf an anorganischen Nährstoffen kommen könnten. Durch fortgesetzte Kultur wird also der Boden „erschöpft". Er ist indes damit nicht ein für allemal für die Landwirtschaft verloren, er kann durch verschiedene, aus der Praxis hervorgegangene und theoretisch leicht verständliche Mittel wieder verbessert werden, oder noch besser, es kann durch rechtzeitige Anwendung derselben der Erschöpfung vorgebeugt werden. Da nicht alle Kulturpflanzen den Boden in gleicher Weise aussaugen, die eine z. B. mehr Kali, die andere mehr Kalk beansprucht, so kann man durch Wechselwirtschaft den Boden konservieren. In der Zeit, in welcher z. B. eine kalkbedürftige Pflanze auf dem Acker wächst, kann sich derselbe wieder an Kali bereichern (durch Verwitterung) und so in den Stand gesetzt werden, das nächste Jahr wieder eine Kalipflanze zu ernähren. Da aber manche Substanzen, z. B. die Phosphate, stets nur in geringen Mengen im Boden vorhanden sind und doch von allen Pflanzen reichlich gebraucht werden, so kommt man mit diesem System allein nicht weit. Eine zweite Methode besteht in der Brachwirtschaft: man bebaut den Acker nicht immer mit Kulturpflanzen, sondern man läßt ihn zwischendurch einmal brach liegen, d. h. man läßt auf ihm die von selbst sich einstellenden Unkräuter aufgehen und pflügt diese unter, man vermehrt also den Humusgehalt des Bodens. Bei weitem am wichtigsten ist aber die künstliche Zuführung von Nährsalzen, also ein direkter Ersatz des Verlustes. Diese Zuführung wird als „Düngung" bezeichnet und wurde lange, ehe man ihre eigentliche Bedeutung erkannt hatte, praktisch in der Weise ausgeführt, daß man den Mist der Haustiere nebst den Streuabfällen, sowie städtische Abfallstoffe auf den Acker brachte. In diesen Substanzen findet sich ja natürlich ein Teil der vom Acker weggenommenen Mineralstoffe wieder. Daß die günstige Wirkung solcher Düngstoffe aber durch ihren Gehalt an unorganischer Substanz bedingt wird, ist namentlich von LIEBIG erkannt worden, und damit war dann auch die Einsicht gewonnen, wie man diesen „natürlichen" durch „künstlichen" Dünger ergänzen kann. Die künstlichen Dünger spielen nun in der modernen Landwirtschaft eine ganz fundamentale Rolle. Vor allen Dingen handelt es sich, abgesehen vom Stickstoff, der später zu besprechen ist, um Zubringung von Kali, Kalk und Phosphorsäure. Hierüber nur einige Worte. Kalk kommt in der Natur so reichlich vor, daß man wohl nie Mangel an ihm für die Landwirtschaft zu befürchten hat; schwieriger war bis vor kurzem die Beschaffung von Kali und Phosphorsäure. Ersteres wird jetzt in reichster Menge aus den Kalisalzwerken von Staßfurt und Leopoldshall in Form von Karnallit, Kainit und Sylvinit zur Verfügung gestellt, und von diesen erscheint der Kainit ($KCl \cdot MgSO_4 \cdot 3H_2O$), weil er außer K auch noch das nützliche Mg als Sulfat enthält, wie geschaffen als Pflanzennährsalz. Als Phosphorsäurequelle ersten Ranges gilt jetzt die sog. Thomasschlacke, ein Material, das bei der Verhüttung phosphorhaltiger Erze entsteht. Freilich ist da die Phosphorsäure als tertiäres Kalksalz [$Ca_3(PO_4)_2$] vorhanden, und dieses ist

in Wasser unlöslich. Da man aber das Düngemittel in äußerst fein zermahlenem Zustande, als sog. „Thomasschlackenmehl", auf den Acker bringt, so vermag die Pflanze demselben vortrefflich die nötige Phosphorsäure zu entnehmen. — Mit der Erwähnung des Kainits und des Thomasschlackenmehls sind nun aber die künstlichen Düngemittel der Landwirtschaft keineswegs erschöpft, indes würde eine Besprechung anderer hier zu weit führen; deshalb sei auf die landwirtschaftliche Literatur verwiesen (z. B. AD. MAYER, Agrik. Chem.).

Vorlesung 9.

Die Assimilation des Kohlenstoffes bei der autotrophen Pflanze I.

In den Nährlösungen der Wasserkulturen findet ein üppiges Gedeihen der grünen Pflanzen statt, wie ohne weiteres aus der sehr beträchtlichen Zunahme des Trockengewichtes erschlossen werden kann (S. 93). Wenn wir aber die elementare Zusammensetzung der Trockensubstanz einer solchen in Wasserkultur erwachsenen Pflanze betrachten, so finden wir als den quantitativ dominierenden Bestandteil nicht die in der Nährlösung gebotenen Salze, sondern den Kohlenstoff; etwa die Hälfte der Trockensubstanz besteht aus ihm. Bekanntlich ist der Kohlenstoff auch dasjenige Element, das fast in jeder Verbindung vorkommt, die sich im Pflanzenkörper findet, und die große Zahl der Pflanzenstoffe beruht in erster Linie auf der Fähigkeit des Kohlenstoffes, sich mit anderen Elementen in unglaublicher Mannigfaltigkeit zu verbinden. — Unter diesen Umständen ist es höchst auffallend, daß unsere Nährlösung gerade den Kohlenstoff nicht enthält, oder daß wir ihn wenigstens nicht absichtlich zugesetzt haben.

Sehen wir uns nun um, woher die Pflanzen den Kohlenstoff beziehen, so ist in erster Linie hervorzuheben, daß hier nicht die Gleichförmigkeit besteht, die bezüglich der Aschenbestandteile im großen und ganzen festgestellt werden konnte; vielmehr zeigt sich eine weitgehende Differenz zwischen verschiedenen Pflanzentypen, von denen die einen imstande sind, Kohlenstoff in unorganischer Bindung (Kohlensäure) als Nährstoff zu benutzen, während die anderen durchaus auf organische Substanz angewiesen sind. Die ersteren nehmen überhaupt ihren gesamten Nährstoffbedarf direkt aus der anorganischen Natur und sind deshalb in ihrer Ernährung von anderen Organismen unabhängig — wir nennen sie autotroph. Die anderen bezeichnen wir als heterotrophe Org[illegible] sie sind ohne die Autotrophen in der Natur gar nicht existe[illegible] diesen Bemerkungen geht hervor, welch wichtige Ro[illegible] trophen in der Natur spielen. Schon aus diesem Gr[illegible] ihre Besprechung an erster Stelle geboten. — [illegible] nicht nur um die Feststellung, in welche[illegible] Organe der Kohlenstoff von außen aufge[illegible]

wird auch nachzuweisen sein, in welche Verbindung er in der Pflanze übergeführt wird. Den Prozeß der Ueberführung eines Nährstoffes in Pflanzensubstanz nennt man „Assimilation“ dieses Nährstoffes. die zunächst entstehenden Produkte „Assimilate“. Wenn wir bei Behandlung der Aschensubstanzen nicht zugleich deren Assimilation besprochen haben, so geschah das einmal, weil man nur wenig über diesen Vorgang weiß, und zweitens, weil das wenige Bekannte besser an anderer Stelle mitgeteilt werden kann (Vorl. 11).

Den Pflanzen einer typischen Wasserkultur stehen organische Kohlenstoffverbindungen überhaupt nicht zur Verfügung, weil in der Luft solche nicht oder nur in so geringen Mengen enthalten sind, daß sie keine Rolle spielen können, und weil die Nährlösung, in welcher die Wurzel sich entwickelt, aus reinen, anorganischen Salzen besteht. Wenn nun Mais, Buchweizen und viele andere grüne Pflanzen in Wasserkultur ebenso gut gedeihen wie im Erdboden, so ist damit schon gesagt, daß die im natürlichen Boden enthaltenen organischen Stoffe entweder überhaupt nicht aufgenommen werden oder wenigstens entbehrlich sind. So gelangen wir durch Ausschluß der übrigen Möglichkeiten zu dem Resultat, daß die C-Quelle der grünen Pflanzen die Kohlensäure sein muß. Sie findet sich stets, wenn auch nur in relativ kleinen Mengen, in unserer Atmosphäre, und sie fehlt auch den natürlichen Gewässern nicht. Auch in dem Wasser einer „Nährlösung“ wird stets, wenn nicht besondere Maßregeln ergriffen sind, Kohlensäure enthalten sein, und im Boden ist sie sogar gewöhnlich sehr reichlich vorhanden. Es kann also zunächst nicht gesagt werden, ob eine Landpflanze die Kohlensäure aus der Luft durch die Blätter oder aus dem Boden durch die Wurzel aufnimmt. Hier kann nur ein Versuch entscheiden; er zeigt auf das deutlichste, daß die Landpflanzen, wenn ihnen die Kohlensäure der Atmosphäre vorenthalten wird, absolut nicht gedeihen; die eventuell durch die Wurzel aufgenommene Kohlensäure reicht also jedenfalls nicht aus. Andrerseits läßt sich ebenfalls leicht feststellen, daß die submersen Wasserpflanzen ihren ganzen C-Bedarf aus der im Wasser gelösten CO_2, die sie mit ihrer ganzen Oberfläche aufnehmen, decken können.

Die fundamentalste Tatsache bei der Assimilation des Kohlenstoffes durch die Autotrophen ist nun diese: **die Kohlensäure wird durch die Chlorophyllkörner der lebenden Zelle unter Einwirkung des Sonnenlichtes zerlegt: der Kohlenstoff wird unter Wasseraufnahme zur Bildung von Kohlehydraten verwendet, der Sauerstoff wird frei und tritt aus der Pflanze aus.**

Um dieses höchst wichtige Resultat pflanzenphysiologischer Forschung voll verständlich zu machen, werden wir nun der Reihe nach 1. die Zerlegung der Kohlensäure, 2. die Bedeutung des Chlorophylls, 3. die Notwendigkeit des Sonnenlichtes bei diesem Prozeß und 4. die entstehenden Produkte des näheren betrachten müssen.

Die Zerlegung der Kohlensäure läßt sich am einfachsten durch das Auftreten des Sauerstoffes nachweisen. Eine Methode, die sich in gleich vorzüglicher Weise zur Demonstration in der Vorlesung wie auch zum Gebrauch im Laboratorium eignet, gründet sich auf gewisse Eigentümlichkeiten der Wasserpflanzen. Befestigt man etwa in der Weise, wie Figur 23 es zeigt, einen abgeschnittenen Zweig von Elodea canadensis oder ein submerses Blatt eines Potamogeton

an einem Glasstab und setzt diese Objekte unter Wasser der Beleuchtung durch die Sonne oder künstliches Licht aus, so sieht man bald aus der Schnittfläche kleine Luftbläschen austreten, die in regelmäßiger Aufeinanderfolge in die Höhe steigen. Das Zustandekommen dieses Blasenstromes erklärt sich in einfacher Weise. Nehmen wir an, unsere Pflanze habe längere Zeit im Dunkeln verweilt, so enthält sie in den reichlich ausgebildeten Interzellularen neben Sauerstoff und Stickstoff auch eine gewisse Menge von Kohlensäure. Wird diese zerlegt, so muß der auftretende Sauerstoff nach den bekannten Eigenschaften der Gase denselben Raum einnehmen wie zuvor die Kohlensäure; und somit liegt zunächst kein Grund vor, weshalb Luft aus der Schnittfläche der Pflanze austreten sollte. Dies tritt erst ein, wenn die verschwundene Kohlensäure durch Diffusion (vgl. S. 135) von außen her ersetzt ist und damit ein Ueberdruck in den Interzellularen der Pflanze erzeugt wird. Dieser Ueberdruck bleibt aber konstant erhalten, solange außerhalb der Pflanze CO_2 vorhanden ist und im Innern die Zerlegung fortdauert. Trifft man eine Vorrichtung, um die ausströmende Luft aus mehreren, gleichzeitig dem Licht exponierten submersen Zweigen aufzufangen, bringt man z. B. über den Pflanzen ein wassergefülltes Glas von geeigneter Form (HANSEN 1899) an, so kann man das aufgesammelte Gas leicht näher untersuchen. Daß das Gas sehr sauerstoffreich ist, zeigt schon das Aufflammen eines eingeführten glimmenden Holzspanes; eine genauere Gasanalyse konstatiert denn auch wirklich einen hohen Prozentsatz an Sauerstoff, aber niemals findet man etwa reinen Sauerstoff, stets ist Stickstoff in beträchtlicher Menge beigemischt. Das muß auch so sein (vgl. S. 135); denn wenn bei fortdauerndem Blasenaustritt die Interzellularräume der Pflanze sauerstoffreicher geworden sind als das umgebende Wasser, so muß aus diesem Stickstoff in sie hineindiosmieren; außerdem wird jede einzelne Luftblase, während sie durch das Wasser eilt, und schließlich die ganze aufgefangene Gasmenge, solange der Versuch dauert, durch Diffusion eine Bereicherung an Stickstoff erfahren. Man könnte aber zweifellos den Versuch so einrichten, daß reiner Sauerstoff zur Untersuchung gelangt, wenn man den ursprünglich im Wasser enthaltenen Stickstoff entfernt, für Ersatz der gleichzeitig verlorenen Kohlensäure sorgt und ein Eindringen von neuem Stickstoff verhindert. Die Form des ersten Versuches läßt ja manche Einwände zu; es könnte z. B. der Blasenstrom, wenigstens anfangs, durch die Ausdehnung der Interzellularluft durch Erwärmung, späterhin etwa durch die Thermodiffusion zustande kommen. Der Nachweis aber, daß der Blasenstrom durchaus abhängig ist von dem Vorhandensein von Kohlensäure im Wasser, schneidet allen solchen Einwänden die Spitze ab. Ein kleiner Zusatz von $Ca(OH)_2$ zum Wasser, also die Bindung der Kohlensäure (F. SCHWARZ 1881), oder die Verwendung [illegible] sgekochten Wassers genügt, um sofort den Blasenstrom zu [illegible] zu bringen, ohne daß dadurch die Pflanze irgendwie gesch[illegible]



Fig. 23. Aus DETMERS Pflanzenphys. Praktikum.

Die geschilderte Methode ist nicht nur qualitativ, sondern auch quantitativ verwendbar, denn die Anzahl der Blasen, die von einem gegebenen Objekt in der Zeiteinheit aufsteigen, gibt ein Maß für die CO_2-Zersetzung. Freilich darf man mehrere Objekte nicht ohne weiteres miteinander vergleichen, denn ein stark tätiger Zweig kann ja wenige, aber große, ein schwach assimilierender viele, aber kleine Blasen liefern. Die Größe der Blasen aber hängt hauptsächlich von der Schnittfläche an der Basis der Versuchspflanze ab, ist also nicht einmal für das einzelne Individuum eine konstante.

Wenn nun auch die „Blasenzählmethode“ wegen ihrer großen Einfachheit vielfach zu quantitativen Versuchen gedient hat, so ist sie doch auf Wasserpflanzen beschränkt. Auch sind die grundlegenden Daten quantitativer Art, wo es sich nicht um relative, sondern um absolute Werte handelt, nicht mit ihr gewonnen worden. Dazu waren eudiometrische Versuche nötig, bei denen es im Prinzip stets darauf ankam, Pflanzenteile, vor allen Dingen Laubblätter, in einem abgeschlossenen Raum in kohlensäurereicher Luft dem Licht zu exponieren, und zu untersuchen, wie die Zusammensetzung dieser Luft sich ändert. Die Analysen wurden vielfach nach den von Bunsen entwickelten, zwar sehr exakten, doch etwas umständlichen Methoden ausgeführt; neuerdings aber wurde von Bonnier und Mangin ein mehrfach verbesserter und besonders in seiner neuesten Konstruktion sehr bequemer Apparat angegeben, der es gestattet, derartige Gasanalysen in ganz kurzer Zeit und ohne die lästigen Reduktionen auszuführen (Aubert 1891)[1]. Die Ergebnisse der eudiometrischen Versuche lassen sich kurz dahin zusammenfassen, daß das Volumen des Gases während der Assimilation fast unverändert bleibt, weil für jedes verschwindende Volum Kohlensäure ein ungefähr gleich großes Volum Sauerstoff auftritt. So fanden Bonnier und Mangin (1886) für das Verhältnis $\frac{O_2}{CO_2}$ beim Epheu 1,08, bei Roßkastanie und Syringe 1,06. Es wird also tatsächlich etwas mehr Sauerstoff entwickelt, als Kohlensäure verschwindet. Dieses Plus an Sauerstoff kann aus später (Vorl. 15) zu besprechenden Gründen bei gewissen Pflanzen auch sehr viel beträchtlichere Werte annehmen. — Ob neben Sauerstoff noch andere Gase, z. B. Wasserstoff (Pollacci 1905 b), bei der Kohlensäureassimilation auftreten, ist noch recht zweifelhaft.

Da mit der Kohlensäureassimilation das Auftreten von Sauerstoff verknüpft ist, so gibt es begreiflicherweise außer den zwei angeführten noch manche andere Methoden des Assimilationsnachweises. Hat doch Sauerstoff, sowohl rein chemisch wie auch physiologisch, mancherlei Wirkungen, die als Indikator für sein Auftreten benutzt werden können. Auf rein chemische Wirkungen ist in der Literatur schon mehrfach hingewiesen worden. So zeigte Beijerinck (1890), daß reduzierter Indigkarmin durch assimilierende Pflanzen wieder blau wird; Hoppe (1879) brachte eine Elodeapflanze in einem zugeschmolzenen Glasrohr in eine verdünnte Lösung faulenden Blutes; diese zeigt, da durch den Fäulnisprozeß aller Sauerstoff aufgebraucht

[1]) Ueber die Handhabung dieses Apparates vergleiche man Schmidt (1902). Eine — wie es scheint berechtigte — Kritik an der Zuverlässigkeit dieser Methode und die Beschreibung eines besseren Apparates findet man bei Pollacci (1905 a).

wird, die charakteristische optische Reaktion des Hämoglobins; bringt man aber die Röhre ans Sonnenlicht, so verwandelt sich das Hämoglobin in Oxyhämoglobin, das ebenfalls leicht an seinem Spektrum kenntlich ist. Auf eine andere, nämlich auf eine „physiologische“ Reaktion, hat BEIJERINCK (1901) aufmerksam gemacht: er brachte Leuchtbakterien mit grünen Algen zusammen, und fand sie nur dann leuchtend, wenn diese Algen assimilierten, da eben bei Sauerstoffmangel das Leuchten aufhört. Eingehende Studien mit dieser Methode hat dann MOLISCH (1904) angestellt. Sehr häufig ist auch eine andere physiologische Methode verwendet worden, nämlich die von W. ENGELMANN in zahlreichen Abhandlungen begründete und zuletzt 1894 zusammenfassend dargestellte sog. Bakterienmethode. Sie beruht auf der Eigenschaft mancher Bakterien, z. B. des Bacterium Termo, durch kleine Spuren von Sauerstoff zu lebhaften Bewegungen veranlaßt zu werden. Bringt man von einer Reinkultur dieser Bakterie eine Spur auf den Objektträger im Wasser, umgibt das Deckglas zur Abhaltung des atmosphärischen Sauerstoffes mit



Fig. 24. *I* In der Mitte kuglige grüne Alge, gleichmäßig von Bakterien umgeben (im Dunkeln). Vergr. 150. — *II* Dasselbe Präparat nach kurzer Beleuchtung. *III* Spirogyrazelle; an zwei kreisförmigen Stellen beleuchtet; Bakterienansammlung nur am Chlorophyll. Vergr. 250. — Nach ENGELMANN 1894.

einem Vaselinering, so bewegen sich die Bakterien anfangs in der Flüssigkeit noch äußerst lebhaft. Allmählich läßt ihre Beweglichkeit immer mehr nach, und wenn aller im Wasser gelöste Sauerstoff verbraucht ist, kommen sie ganz zur Ruhe. Sind aber einige Luftblasen mit unter dem Deckglas eingeschlossen worden, so bilden diese vermöge ihres Sauerstoffgehaltes Anziehungspunkte; die Bakterien bewegen sich auf sie zu, sammeln sich in ihrer Nähe und fahren daselbst noch lange Zeit mit ihren Bewegungen fort, wenn sie an anderen Stellen schon bewegungslos sind. Die geschilderten Erscheinungen sind — das verdient noch besonders hervorgehoben zu werden — vom Licht ganz unabhängig, sie vollziehen sich in gleicher Weise, wenn der Objektträger beschattet, wie wenn er beleuchtet ist. Bringt man nun in ein solches Präparat an Stelle von Luftblasen einige Exemplare von einzelligen Algen, so kommen im Dunkeln alle Bakterien bald zur Ruhe; sowie man aber das Präparat beleuchtet, scheiden die Algenzellen Sauerstoff aus, und dieser beeinflußt alle Bakterien, die in einem gewissen Umkreise der Zelle lagern so, daß

aus folgenden Beobachtungen. Läßt man auf eine von Bakterien umgebene Spirogyrazelle mit nicht zu steiler Chlorophyllbandschraube zwei kleine Lichtkreise so fallen, daß der eine auf den Chloroplasten, der andere auf das farblose Zellplasma trifft, so sieht man nur im ersteren Lichtfeld eine lebhafte Bakterienansammlung (Fig. 24, *III*). Auch hat man vielfach beobachtet, daß einzelne Chloroplasten, aus der Zelle isoliert, noch eine Zeitlang fortfahren können, zu assimilieren, während das farblose Plasma der Zelle durchaus untätig bleibt. Die Streitfrage (vgl. KNY 1897, 1898, EWART 1898), ob solche funktionsfähige Chloroplasten noch von einer Plasmahülle umgeben sein müssen oder nicht, interessiert uns hier weniger; es ist ja klar, daß auf die Dauer nur ein vom Plasma umschlossener Chloroplast assimilieren kann, und deshalb ist es schließlich nicht so wichtig zu wissen, wie schnell er außerhalb des Plasmas seine Tätigkeit einstellt. Uebrigens hat MOLISCH (1904) mit der Leuchtbakterienmethode eine CO_2-Assimilation sogar bei Chloroplasten aus toten, getrockneten Blättern beobachtet (vgl. BALDASSERONI 1906).

Nachdem nun gezeigt ist, daß in der Zelle nur der Chloroplast, und dieser nur, wenn er grün ist, assimiliert, liegt die Frage nahe, ob etwa der grüne Farbstoff selbst, das Chlorophyll, der Träger der CO_2-Zersetzung sei und sie vielleicht auch ohne die plasmatische Grundlage der Chloroplasten durchzuführen vermöge.

Diese Frage veranlaßt uns, vor allen Dingen den physikalischen und chemischen Eigenschaften des Chlorophyllfarbstoffes näher zu treten.

In gewissen Chloroplasten lassen sich grün gefärbte Grana oder Tröpfchen deutlich von der farblosen Grundsubstanz unterscheiden, und durch Alkohol, Aether, Holzgeist etc. läßt sich der grüne Farbstoff extrahieren. Die so gewonnene Lösung von „Rohchlorophyll" ist in physikalischer Hinsicht durch ihre Fluoreszenz und durch ihr Absorptionsspektrum ausgezeichnet. Im durchfallenden Lichte ist die Lösung schön grün, im auffallenden Licht tiefrot. Diese Fluoreszenz tritt aber nur in der Lösung, nicht im Chloroplasten zutage; nach MOLISCH (1906) hängt das damit zusammen, daß gewisse Teile der Zelle nach Art von trüben Medien wirken und die Fluoreszenz unsichtbar machen. Das Spektrum des Rohchlorophylls ist in Fig. 25 in der obersten Reihe dargestellt; es ist durch sieben Absorptionsbänder ausgezeichnet, von denen sich drei im stärker brechbaren Teil (jenseits *F*), die vier anderen im schwächer brechbaren Teil befinden. Die nach der Linie *F* auftretenden Bänder lassen sich nur in schwachen Lösungen trennen, in starken vereinigen sie sich zu einer Endabsorption. Von den vier anderen ist das erste Band (bei $\lambda = 670—635\ \mu\mu$) bei weitem am intensivsten; das zweite (bei $\lambda =$ 622—597) und das dritte (bei $\lambda = 587—565$) sind viel schwächer. Das vierte, kurz vor der *E*-Linie gelegene Band gehört vielleicht nicht dem Chlorophyll selbst, sondern einem Zersetzungsprodukt desselben an. Auch ein einzelnes Chlorophyllkorn oder ein Blatt gibt ein ganz ähnliches Absorptionsspektrum wie die Lösung, nur sind sämtliche Bänder etwas nach Rot zu verschoben; daraus darf man schließen, daß der Farbstoff im Chloroplasten in einer dichteren Flüssigkeit gelöst ist oder sich in fester Form befindet.

Das bisher betrachtete Rohchlorophyll ist aber kein einheitlicher Körper. Schon KRAUS (1872) gelang es, durch Ausschütteln der alko-

holischen Lösung mit Benzin eine Trennung in einen blaugrünen, in das Benzin übergehenden, und einen gelben, im Alkohol verbleibenden Farbstoff zu erzielen. Die Spektren dieser Farbstoffe zeigt Fig. 25, *II* u. *III*. Da der gelbe Farbstoff mit der CO_2-Assimilation gar nichts

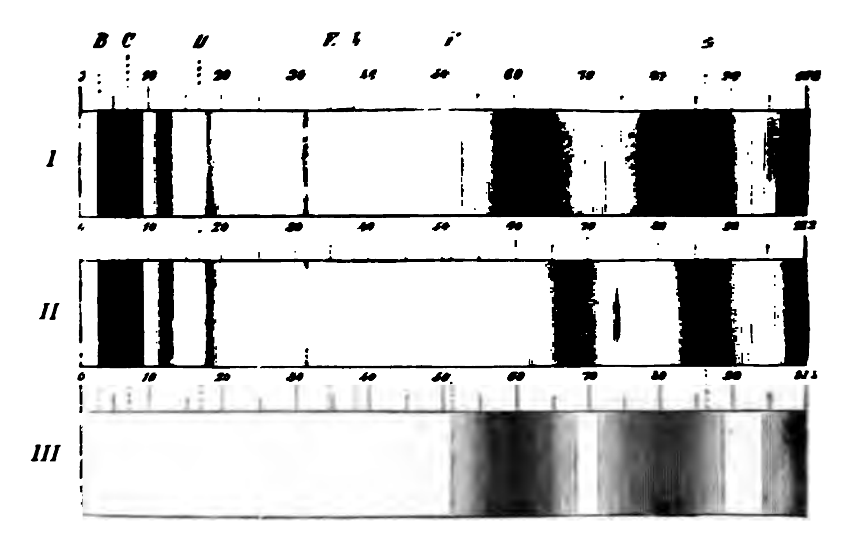


Fig. 25. Absorptionsspektrum des Chlorophylls nach KRAUS (1872). *I* Alkoholischer Extrakt grüner Blätter (Rohchlorophyll). — *II* Spektrum der benzinlöslichen blaugrünen Stoffe. — *III* Spektrum der gelben Farbstoffe. — Aus DETMERS kleinem Praktikum.

zu tun hat, so können wir uns über ihn ganz kurz fassen. Es handelt sich nicht um eine einheitliche Verbindung, sondern um ein Gemisch von mindestens drei Körpern:

1. Chrysophyll. Ein ungesättigter Kohlenwasserstoff von der Formel $C_{26}H_{38}$, der in Kristallen erhalten werden konnte und nahe verwandt oder identisch mit dem im Pflanzenreich weitverbreiteten Carotin ist. Es hat drei Absorptionsbänder jenseits *F*.

2. Ein Körper, der im stark brechbaren Spektralteil vier Absorptionsbänder aufweist, die mit denen des Chrysophylls nicht identisch sind (SCHUNCKS Xantophyll).

3. Eine weitere Substanz, die gar keine Absorptionsbänder zeigt, sondern nur eine totale Absorption der violetten und ultravioletten Strahlen verursacht.

Auch der in das Benzin übergehende Farbstoff ist kein einheitlicher Körper, er enthält vielmehr noch neben dem echten „Chlorophyll“ in freilich sehr geringer Menge eine Beimischung von „Allochlorophyll“. Die chemische Erforschung des echten Chlorophylls (vgl. MARCHLEWSKI 1901, CZAPEK, Biochemie I, 449) hat in den letzten Jahren beträchtliche Fortschritte gemacht. Wir wissen, daß es um einen hochkomplizierten organischen Körper handelt, d[illegible] H, O, N und C ziemlich reichlich Magnesium enthält (WILL[illegible] 1906); Eisen dagegen fehlt, wie schon bemerkt, im Chloroph[illegible]

und selbst der Phosphorgehalt ist wieder zweifelhaft geworden. Auf Grund des letzteren glaubte man vor kurzem das Chlorophyll den Lecithinen anreihen zu müssen, doch hat WILLSTAETTER (1906) gezeigt, daß das bestimmt nicht richtig ist. So wird es sich um ein Eiweiß oder ein Proteid handeln, und wie bei diesen Stoffen muß man versuchen, durch eingehendes Studium der Abbauprodukte einen Einblick in die komplizierte Struktur seines Moleküls zu gewinnen. Solche Abbauprodukte sind denn auch durch Säure- und Alkaliwirkung in Menge dargestellt und benannt worden — die wenigsten davon dürften aber chemisch einheitliche Körper sein. Nicht einmal für die relativ gut charakterisierten Stoffe, das Phylloxanthin und Phyllocyanin SCHUNCKs soll das zutreffen. Dagegen ist ein weiteres Abbauprodukt, das Phylloporphyrin, anscheinend rein dargestellt, und diese in dunkelrot-violetten Kristallen erhaltbare Substanz hat eine weitgehende Aehnlichkeit mit einem Abbauprodukt des Blutfarbstoffes, dem Hämatoporphyrin. Die Aehnlichkeit zeigt sich schon in den Absorptionsspektren; diese sind identisch, doch sind die Bänder des Hämatoporphyrins etwas nach Rot hin verschoben (Fig. 26). Weiter tritt die Aehnlichkeit in der chemischen Zusammensetzung hervor; Hämatoporphyrin ist $C_{16}H_{18}N_2O_3$,

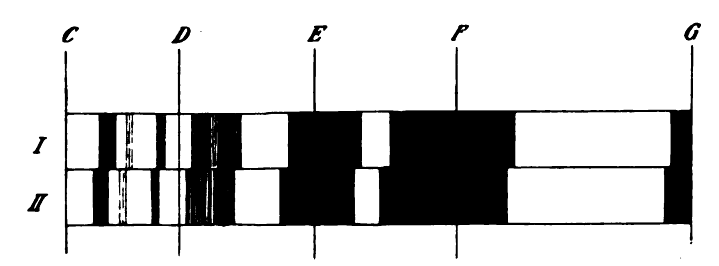


Fig. 26. Absorptionsspektren. *I* von Phylloporphyrin (in Aether). — *II* von Hämatoporphyrin (in Aether). — Nach MARCHLEWSKI in ROSCOE-SCHORLEMMERs Ausf. Lehrb. der Chemie, 8. Bd. 1901.

Phylloporphyrin wahrscheinlich $C_{16}H_{18}N_2O$. Beide Stoffe geben außerdem bei trockner Destillation Pyrrol. Trotz dieser Uebereinstimmung zwischen Chlorophyll und Blutfarbstoff haben beide Stoffe in ihrer physiologischen Funktion gar keine Beziehungen.

Auf die Farbstoffe der abweichend gefärbten Chloroplasten der roten, braunen und gelben Algen können wir hier nicht eingehen.

Nach dieser Einschaltung über die Eigenschaften des Chlorophyllfarbstoffes kehren wir zu der Frage zurück, die wir vor kurzem verließen, ob nämlich der Farbstoff allein oder nur in Verbindung mit dem lebenden Protoplasma des Chloroplasten die CO_2-Assimilation besorgt. In der Tat ist schon öfters die Behauptung aufgestellt worden, der gelöste Chlorophyllfarbstoff vermöge auch außerhalb des lebendigen Substrates aus Kohlensäure Sauerstoff zu entwickeln. KNY (1897) hat aber in überzeugender Weise dargetan, daß dem nicht so ist; denn wenn er chlorophyllhaltige Oeltropfen mit der Bakterienmethode untersuchte, konnte er keine Spur von Sauerstoff nachweisen. CZAPEK (1902) verfolgte derartige Versuche weiter; es ge-

lang ihm, chlorophyllhaltige Oeltröpfchen in farbloses Protoplasma einzulagern, aber eine Sauerstoffausscheidung war bei diesen künstlich mit Chlorophyll versorgten Zellen nicht nachzuweisen. Es ist also zum richtigen Funktionieren des Apparates die plasmatische Grundlage ebenso notwendig wie der Farbstoff, und beliebige Teile des Zellplasmas können die Tätigkeit des Chloroplastenplasmas nicht ausüben [1]).

Als dritten Punkt haben wir die Wirkung des Sonnenlichtes beim Assimilationsprozeß hervorzuheben. Jede der oben erwähnten Methoden zeigt auf das Unzweideutigste, daß eine Sauerstoffentwicklung nur bei Beleuchtung und nur an der unmittelbar dem Licht exponierten Stelle vor sich geht. Mit der Gasblasenmethode kann man auch in anschaulicher Weise zeigen, wie die Assimilation abnimmt, wenn man mit der Versuchspflanze allmählich vom Fenster nach dem Hintergrund eines Zimmers geht, und wie der Prozeß noch bei relativ hohen Lichtintensitäten, die z. B. unserem Auge das Sehen noch gut erlauben, zum Stillstand kommt. Es kann sich an dieser Stelle nur darum handeln, die Tatsache hervorzuheben, daß Licht bei der Kohlensäureassimilation notwendig ist, erst später soll uns die Frage nach Qualität und Quantität des Lichtes des näheren beschäftigen; dann erst soll untersucht werden, was für eine Bedeutung dem Licht bei der CO_2-Assimilation zukommt. Dagegen soll hier noch untersucht werden, welche Stoffe aus der Kohlensäure entstehen, es soll die Frage nach dem „ersten Assimilationsprodukt“ diskutiert werden.

Das Ergebnis der gasanalytischen Untersuchung, die Volumgleichheit der verarbeiteten Kohlensäure mit dem auftretenden Sauerstoff, gibt in dieser Beziehung gewisse Anhaltspunkte. Der Volumgleichheit würde z. B. die Zerlegung der Kohlensäure in C und O_2 entsprechen. Allein gegen die Entstehung freien Kohlenstoffes spricht alle Erfahrung; er kommt ja niemals in der Pflanze vor und er kann, wenn er künstlich ihr geboten wird, nicht weiter zu organischer Substanz verarbeitet werden. Alle organische Substanz enthält neben dem Kohlenstoff mindestens noch Wasserstoff, und dieser kann nur dem überall in der Pflanze vorhandenen Wasser entstammen. Nehmen wir nun an, es entständen bei der CO_2-Assimilation die einfachsten organischen Verbindungen, nämlich Kohlenwasserstoffe, so müßte der gesamte Sauerstoff aus der Kohlensäure und aus dem Wasser entfernt werden; dann müßte aber auch viel mehr Sauerstoff frei werden, als tatsächlich gefunden wird. Zudem haben Versuche von BOUSSINGAULT (1868) gezeigt, daß Kohlenwasserstoff nicht weiter verarbeitet werden kann. Dagegen stimmt das beobachtete Verhältnis von aufgenommenem

---

1) Manche Erfahrungen der neuesten Zeit, auf welche wir erst später (Vorl. 16) zu sprechen kommen, machen es nicht unwahrscheinlich, daß bestimmte chemische Verbindungen, die vielleicht vom Leben des Chloroplastenplasmas unabhängig sind, die „Chlorophyllfunktion“ ausüben. Die Versuche von FRIEDEL (1901) und MACCHIATI (1903), diese Stoffe zu isolieren, können aber nicht für gelungen gelten (HERTZOG 1902, BERNARD 1904, 1905, MOLISCH 1904). — Auch die Angaben von BACH (1898) sowie von USHER und PRIESTLEY (1906), wonach eine Reduktion der Kohlensäure durch Uransalze unter Mitwirkung des Sonnenlichtes erfolgen soll, bedürfen durchaus noch der Bestätigung; EULER (1904) konnte eine solche nicht erbringen.

Kohlenstoff und ausgeschiedenem Sauerstoff recht gut mit der Bildung von Kohlehydraten. Denn wenn wir z. B. die Bildung von Stärke oder von Glykose in ganz schematischer Weise versinnlichen wollen, bekommen wir folgende Formeln:

$$\underset{\text{Kohlensäure}}{6\,CO_2} + \underset{\text{Wasser}}{6\,H_2O} = \underset{\text{Glykose}}{C_6H_{12}O_6} + \underset{\text{Sauerstoff}}{6\,O_2} \text{ oder}$$

$$6\,CO_2 + 5\,H_2O = \underset{\text{Stärke}}{C_6H_{10}O_5} + 6\,O_2,$$

In beiden Fällen ist das Verhältnis $\frac{O_2}{CO_2} = 1$, wie es die Analysen im großen und ganzen auch zeigen. Tatsächlich ist denn auch die Entstehung von Kohlehydraten bei der Kohlensäureassimilation der grünen Pflanze mit größter Sicherheit beobachtet. Die zu ihrer Bildung notwendige Verarbeitung von Wasser ist bis jetzt nur ganz indirekt nachgewiesen, insofern als schon TH. DE SAUSSURE (1804, S. 226) beobachtete, daß die Trockengewichtszunahme der grünen Pflanze erheblich größer ist, als man nach der C-Aufnahme erwarten sollte. Der Ueberschuß des Trockengewichtes über die C-Aufnahme muß eben vom gebundenen Wasser herrühren.

Unter den Kohlehydraten, die beim Assimilationsprozeß entstehen, ist die Stärke am längsten bekannt, weil sie am auffälligsten ist und die sichtbarsten Beziehungen zu den Chloroplasten aufweist. Mit Hilfe des Mikroskopes kann man sie oft schon nach ganz kurzer Zeit in den beleuchteten Chlorophyllkörnern nachweisen, wenn man zuvor dafür gesorgt hat, daß diese beim Beginne des Versuches stärkefrei waren; das aber erreicht man, wenn man die Pflanzen einige Zeit im Dunkeln verweilen läßt, wodurch nicht nur eine Neubildung von Stärke verhindert, sondern auch eine Auflösung der vorhandenen erzielt wird. Bringt man z. B. ein stärkefreies Blatt, das dem Stengel noch ansitzt, an einem hellen Sommertag frühmorgens an die Sonne, so kann man mit Hilfe von Jodlösung eine von Stunde zu Stunde zunehmende Menge von Stärke in ihm nachweisen; am Abend sind die Chlorophyllkörner derartig mit Stärke vollgepfropft, daß man mit Jodlösung sofort eine schwarze Färbung erhält. Zur Ausführung dieser „Jodprobe“ ist es zweckmäßig, das Chlorophyll in heißem Alkohol zu extrahieren, damit es die Farbenreaktion nicht verdeckt, und namentlich zum Nachweis kleiner Stärkemengen empfiehlt es sich, diese zu verkleistern, entweder durch Behandlung mit Chloralhydrat oder mit kochendem Wasser. — An einem stärkefreien Blatt läßt sich auch sehr bequem zeigen, daß nur am Licht, und auch nur in den unmittelbar vom Licht getroffenen Partien dieser Prozeß stattfindet. Es genügt in der Tat, einen Teil des Blattes durch Papierstücke, Korke oder dergleichen zu beschatten, um dann später diese Gegenstände hell — d. h. stärkefrei — auf dunklem Grunde abgebildet zu erhalten. Ebensogut kann man aber auch das Blatt mit einer undurchsichtigen Schablone bedecken, in der einzelne Partien, z. B. das Wort „Stärke“ ausgeschnitten ist. Nach genügender Beleuchtung und Jodbehandlung zeigt sich dann dieses Wort schwarz auf dem sonst farblosen Blatt (Fig. 27).

Experimentiert man mit verschiedenen Pflanzenspezies, so zeigt sich sofort, daß in der gleichen Zeit eine sehr verschieden große Menge von Stärke gebildet wird; häufig sind diese Mengen bei gan-

Familien ungefähr gleich. So findet sich z. B. (A. MEYER 1885) bei Solaneen und Papilionaceen sehr viel, bei Papaveraceen, Crassulaceen, Borragineen, Labiaten etc. viel Stärke, während bei manchen Gentianeen und Irideen nur wenig und bei Asclepias Cornuti, Allium, Scilla, u. v. a. Liliaceen und Amaryllideen sowie manchen Orchideen gar keine Stärke auftritt.

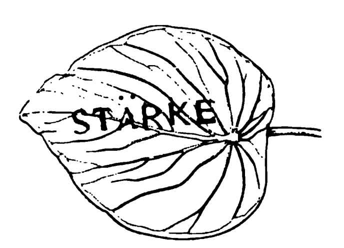


Fig. 27. Assimilationsversuch mit dem Blatt von Ariopsis peltata. Verkleinert.

Nun kann man sich aber leicht davon überzeugen, daß auch da, wo Stärkebildung nicht stattfindet, doch eine lebhafte Sauerstoffentwicklung am Sonnenlicht erfolgt, und daß auch hier der Sauerstoff dasselbe Volum einnimmt wie die zerlegte Kohlensäure. Daraus folgt mit großer Wahrscheinlichkeit, daß andere Kohlehydrate gebildet werden. Genauere Ueberlegung läßt ferner erkennen, daß auch bei den stärkereichsten Pflanzen die zur Beobachtung kommende Stärke nicht das erste Produkt der CO_2-Assimilation sein dürfte. Einmal ist es nämlich schon an und für sich unwahrscheinlich, daß sofort ein fester, kristallisierter Körper entstände, wie es doch die Stärke ist, zweitens findet man auch im günstigsten Fall die Stärke erst eine gewisse Zeit nach dem Beginne der Kohlensäurezerlegung. So fand KRAUS (1869) die ersten nachweisbaren Spuren von Stärke bei Spirogyra fünf Minuten nach Beginn der Beleuchtung und in anderen Fällen noch später; mit der Bakterienmethode aber zeigt sich, daß die Zerlegung der Kohlensäure momentan mit der Beleuchtung beginnt. Es müssen also offenbar allgemein zunächst lösliche Assimilationsprodukte gebildet werden, und aus diesen entsteht erst sekundär die Stärke. Den exakten Nachweis dieser Tatsache verdanken wir A. MEYER (1885), der durch chemische Analyse gezeigt hat, daß in den stärkefreien Pflanzen bei der Kohlensäureassimilation große Mengen von löslichen Kohlehydraten, sowohl reduzierenden wie nicht reduzierenden, gebildet werden, und daß ferner auch in den stärkereichsten Pflanzen die gleichen Zucker sich vorfinden. A. F. W. SCHIMPER (1885) hat diese Resultate bestätigt und aus ihnen folgenden Schluß gezogen: Der Unterschied in der Stärkebildung bei den verschiedenen Pflanzen liegt nicht etwa in einer verschiedenen Intensität der Assimilation, sondern darin, daß die einen die gelösten Kohlehydrate als solche aufspeichern, während die anderen sie in Stärke verwandeln, deshalb spricht man von „Stärke-“ und von „Zuckerblättern“ (vgl. S. 129). In der Tat konnte gezeigt werden, daß viele für gewöhnlich stärkefreie Pflanzen Stärke bilden, wenn der bei der Assimilation entstandene Zucker in genügend starker Konzentration vorhanden ist. Eine solche aber kann auf verschiedenem Wege erzielt werden. Einmal durch Abtrennen der Blätter vom Stengel, also durch Verhinderung der Auswanderung der gebildeten Kohlehydrate, dann durch Verwendung einer kohlensäurereichen Luft, die eine Steigerung der Assimilationsintensität bedingt (Musa und Strelitzia [GODLEWSKI 1877], Iris [SCHIMPER 1885]) oder drittens durch Zuführung gewisser Kohlehydrate von außen her: so gelang es z. B. SCHIMPER (1885), die normal stärkefreie Iris germanica auf einer 20-proz. Zuckerlösung zur Stärkebildung zu bringen. Diese Methode war aber schon vorher durch BÖHM (1883)

und wurde weiterhin von A. Meyer (1886), Laurent (1887) und Klebs (1888) mit vielem Erfolg in der Art verwandt, daß zuvor stärkefrei gemachte Pflanzen im *Dunkeln* auf Zuckerlösungen zur Stärkebildung gebracht wurden. Die Stärkebildung hat demnach mit der *Assimilation der Kohlensäure* direkt gar nichts zu tun; sie tritt vielmehr in *allen* Chromatophoren, ob sie Chlorophyll führen oder nicht, ob sie am Licht oder im Dunkeln weilen, stets dann auf, wenn die löslichen Kohlehydrate in sehr großen Mengen in den Zellen angehäuft werden. Die Konzentration der Zuckerarten, die zur Stärkebildung führt, ist indes bei verschiedenen Pflanzen eine verschieden hohe. Die genannten und andere Autoren zeigten ferner, daß außer Dextrose und Lävulose, die bei sehr vielen Pflanzen eine Stärkebildung hervorbrachten, auch andere Kohlehydrate (Mannose, Galaktose, Saccharose), ja sogar Alkohole, wie Glyzerin, Mannit, Erythrit (wenigstens bei *gewissen* Pflanzen) in gleichem Sinne wirken. Gerade der Umstand, daß *Glyzerin* bei *sehr vielen* Pflanzen in Stärke umgewandelt werden kann, zeigt uns auf das deutlichste, daß man aus diesem Erfolg keine Schlüsse rückwärts ziehen kann in dem Sinne, daß alle zur Stärkebildung verwendbaren Stoffe nun auch bei der CO_2-Zerlegung entstehen müßten; denn für Glyzerin ist noch nie eine Bildung im Assimilationsprozeß wahrscheinlich gemacht worden.

Wir halten also fest, daß lösliche Kohlehydrate die ersten nachweisbaren Produkte sind, wenn der Kohlenstoff der Kohlensäure sich mit Wasser verbindet. Besonders von seiten der Chemiker hat man sich aber an diesem Befund nicht genügen lassen wollen. Gewiß mit Recht wies man auf den komplizierten Bau dieser Stoffe hin und suchte nach einem einfacheren Körper, der sich *zuerst* gebildet hat. Diesem Bestreben, das „*erste* Assimilationsprodukt" zu finden, verdanken wir mehrere Hypothesen, von denen an dieser Stelle nur diejenige angeführt sein soll, die unter allen Umständen für die Physiologie von Bedeutung geworden ist, weil sie zu einer Reihe von *Untersuchungen* angeregt hat. Bayer (1870) ging von der Aehnlichkeit aus, die man zwischen dem Blutfarbstoff und dem Chlorophyll gefunden hatte. Da der Blutfarbstoff Kohlenoxyd zu binden vermag, vermutete er beim Chlorophyll die gleiche Eigenschaft. Unter dem Einfluß des Sonnenlichtes sollte sich die Kohlensäure in Kohlenoxyd und Sauerstoff zersetzen; das Kohlenoxyd aber soll mit Wasser zusammentreten und unter abermaligem Sauerstoffaustritt Formaldehyd geben. In Formeln würden diese beiden Vorgänge sich so darstellen:

$$CO_2 = CO + O; \quad CO + H_2O = CH_2O + O.$$

Die Analogie des Chlorophylls mit dem Blutfarbstoff, von der Bayer ausging, wird man heute kaum noch gelten lassen. Man kann aber die Annahme einer Entstehung von Kohlenoxyd, die mancherlei Bedenken einflößt, leicht umgehen, wenn man nicht, wie wir das bisher taten, vom Kohlensäureanhydrid (CO_2) ausgeht, sondern von der Kohlensäure selbst (H_2CO_3). Dies ist aber in hohem Grade berechtigt, da die Chemiker ohnedies annehmen, die Kohlensäure existiere in wässriger Lösung in der Form [illegible] bzw. teilweise dissoziiert als HCO_3; in der Pflanzenzelle fi[illegible] die Kohlensäure nie als freies Gas, sondern stets im g[illegible] Die Bildung des Formaldehyds würde dann nach d[illegible]

[illegible]ren Untersuchungen zu den quantitativen fortschreiten. Sie nahmen ihren Anfang mit den Forschungen von JULIUS SACHS (1884), der schon durch Einführung der Jodprobe eine ungefähre quantitative Schätzung der Assimilate ermöglicht hatte. Sein Verfahren war das folgende: er entnahm gut entwickelten Laubblättern besonders großblätteriger, im Freien stehender Pflanzen (Helianthus, Cucurbita, Rheum) am frühen Morgen die eine Längshälfte und schnitt aus dieser, unter Vermeidung von stärkeren Nebenrippen, genau bemessene Flächenstücke von 50—100 qcm, im ganzen etwa 500 qcm heraus, deren Trockengewicht bestimmt wurde. Am Abend wurden von der anderen Längshälfte, die inzwischen an der Pflanze verblieben war und assimiliert hatte, entsprechende Flächen in gleicher Weise behandelt. In allen Fällen ergab sich eine beträchtliche Zunahme des Trockengewichtes, die auf den Quadratmeter und die Stunde reduziert, folgende Werte hatte:

Helianthus 0,914 g; Cucurbita 0,680 g; Rheum 0,652 g.

Diese Zahlen geben aber aus zwei Gründen nur einen Bruchteil der wirklich gebildeten Assimilate. Denn einmal ist bekannt, daß alle Pflanzenteile durch die der CO_2-Assimilation entgegenwirkende Atmung (Vorl. 15) Verluste an organischer Substanz erleiden, außerdem aber findet auch fortwährend eine sehr beträchtliche Auswanderung gelöster Kohlehydrate (Vorl. 13) in den Stamm statt.

Wir können hier nicht besprechen, wie SACHS einen Maßstab für die Größe dieser Verluste gefunden hat; wir erwähnen nur sein Resultat, daß Helianthus pro Stunde und pro Quadratmeter 1,7—1,88 g, Cucurbita 1,5 g Trockengewicht bildet. Auf Grund dieser Zahlen berechnet dann SACHS, daß an einem warmen und klaren Sommertag eine kräftige Sonnenblume 36 g, eine Kürbispflanze sogar 185 g Trockensubstanz bilden kann. — Neuerdings hat auch ARNO MÜLLER (1904) mit der gleichen Methode Bestimmungen über die Assimilationsgröße verschiedener Blätter gemacht und ist zu folgenden Werten gelangt:

Kohlehydrate, gebildet pro Stunde und pro Quadratmeter in Gramm:

Stärkeblätter:	Nymphaea	Rumex	Petasites	Helianthus	Nicotiana
	2,373	2,215	2,045	1,823	1,378

Zuckerblätter:	Tulipa	Arum	Colchicum	Allium
	1,267	1,004	1,217	1,193

Der Wert für Helianthus stimmt recht gut mit dem SACHSschen für die gleiche Pflanze überein. Andere Pflanzen haben aber auch erheblich größere Assimilationsleistungen aufzuweisen, während bei den in der zweiten Zeile aufgeführten Blättern die Assimilation um ein Beträchtliches niedriger ist als bei Helianthus. Diese vier Pflanzen besitzen aber sog. Zuckerblätter (vgl. S. 126), denn sie bilden unter gewöhnlichen Verhältnissen keine Stärke. Wie es scheint, ist die Assimilation ganz allgemein in Stärkeblättern größer als in Zuckerblättern.

Die Erwähnung der „Stärke"- und der „Zuckerblätter" legt es nun nahe, die bei der Assimilation auftretenden Kohlehydrate, von deren Qualität früher gesprochen wurde, auch quantitativ zu verfolgen. Wir sprachen [illegible] von der Zunahme der Trockensubstanz [illegible] der K[illegible] SACHSschen Abhandlung dagegen ist [illegible] stets nur [illegible] die Rede, weil man damals noch [illegible] [illegible] von Stärke deponiert wurden.

$$\underset{\text{Kohlensäure}}{H_2CO_3} = \underset{\text{Aldehyd}}{CH_2O} + O_2$$

verlaufen, bezw. es könnte der Hypothese von ERLENMAYER (1877) konform Ameisensäure als Zwischenprodukt auftreten:

$$\underset{\text{Kohlensäure}}{H_2CO_3} = \underset{\text{Ameisensäure}}{CH_2O_2} + O\,; \quad \underset{\text{Ameisensäure}}{CH_2O_2} = \underset{\text{Aldehyd}}{CH_2O} + O$$

Wenn dann auf diese oder andere Weise (vgl. CZAPEK, Biochemie I, 503) Formaldehyd entstanden ist, so steht der Kondensation dieser Substanz zu Zucker wenigstens außerhalb der Pflanze keine besondere Schwierigkeit entgegen. Es hat schon BUTTLEROW (1861) und LOEW (1886) mit einfachen Mitteln eine solche Kondensation ausgeführt, wobei die sogenannte Formose, ein Gemisch von Zuckern der Zusammensetzung $C_6H_{12}O_6$ erhalten wurde. Der Annahme, daß auch in der Pflanze die Zuckerbildung sich in derselben Weise vollziehe, stehen aber bis heute mancherlei Bedenken gegenüber. Erstens ist es nicht sicher, ob Formaldehyd in der Pflanze nachweisbar ist, obwohl dies schon mehrfach behauptet worden ist (POLLACCI 1902, GRAFE 1906, USHER und PRIESTLEY 1906). Daß *andere* Aldehyde in grünen Blättern vorkommen, steht durch die Untersuchungen von CURTIUS und REINKE (1897) fest; diese haben aber zweifellos mit der Assimilation der Kohlensäure nichts zu tun. Sehr schwerwiegend ist jedenfalls das Fehlen von Formaldehyd nicht. Wenn es wirklich Zwischenprodukt der Assimilation sein soll, so muß es ja sofort bei seiner Entstehung weiter verwandelt werden können, und zu einer Anhäufung braucht es nicht zu kommen. Eine solche Anhäufung muß aber schon deshalb vermieden werden, weil Formaldehyd ein schweres Gift ist. Damit kommen wir zu einem *zweiten* Bedenken gegen die BAYERsche Hypothese. Es ist sichergestellt, daß Formaldehyd in einer Verdünnung von 1 : 20000 oder sogar 1 : 50000 grüne Zellen schwer schädigt (BOKORNY 1897). Dagegen ist durch TREBOUX (1903) gezeigt, daß z. B. Elodea eine Lösung von 1 : 200000 ohne Schaden erträgt. Somit muß man doch wohl zugeben, daß bei rascher Weiterverarbeitung sein Auftreten im Chloroplasten möglich ist. Der *dritte* und jedenfalls der wichtigste Einwand besteht darin, daß es bisher weder am Licht noch im Dunkeln gelang, die Chloroplasten durch Zuführung von Formaldehyd zur Stärkebildung zu bringen (TREBOUX 1903), und das müßte eigentlich doch gehen, wenn die Hypothese richtig ist. Nach BOKORNY (1897) kann freilich Spirogyra — aber nur am Sonnenlicht! — aus formaldehydschwefligsaurem Natrium und aus Methylal *Stärke bilden*; da beide Substanzen leicht Formaldehyd abgeben, so hält BOKORNY damit die Bildung von Stärke aus Formaldehyd für erwiesen. Selbst wenn seine Ansicht sich exakt begründen ließe, wäre dadurch die BAYERsche Hypothese nicht *direkt bewiesen*; man könnte mit gleichem Recht sonst auch das Glyzerin als erstes Assimilationsprodukt ansprechen (PFEFFER, Phys. I S. 341), da ja aus Glyzerin, und zwar sogar im Dunkeln, Stärke gebildet wird.

Die Entscheidung der Frage nach dem ersten Produkt der Kohlenstoffassimilation ist zunächst für die *Physiologie* ohne größere Bedeutung. Wir beschränken uns also in der Folge auf die tatsächlich gefundenen Assimilationsprodukte, die Kohlehydrate. Dann können wir aber die Einsicht in die stattfindenden Prozesse doch noch erheblich vertiefen, wenn wir von den behandelten *qualita-*

tiven Untersuchungen zu den quantitativen fortschreiten. Sie nahmen ihren Anfang mit den Forschungen von JULIUS SACHS (1884), der schon durch Einführung der Jodprobe eine ungefähre quantitative Schätzung der Assimilate ermöglicht hatte. Sein Verfahren war das folgende: er entnahm gut entwickelten Laubblättern besonders großblätteriger, im Freien stehender Pflanzen (Helianthus, Cucurbita, Rheum) am frühen Morgen die eine Längshälfte und schnitt aus dieser, unter Vermeidung von stärkeren Nebenrippen, genau bemessene Flächenstücke von 50—100 qcm, im ganzen etwa 500 qcm heraus, deren Trockengewicht bestimmt wurde. Am Abend wurden von der anderen Längshälfte, die inzwischen an der Pflanze verblieben war und assimiliert hatte, entsprechende Flächen in gleicher Weise behandelt. In allen Fällen ergab sich eine beträchtliche Zunahme des Trockengewichtes, die auf den Quadratmeter und die Stunde reduziert, folgende Werte hatte:

Helianthus 0,914 g; Cucurbita 0,680 g; Rheum 0,652 g.

Diese Zahlen geben aber aus zwei Gründen nur einen Bruchteil der wirklich gebildeten Assimilate. Denn einmal ist bekannt, daß alle Pflanzenteile durch die der CO_2-Assimilation entgegenwirkende Atmung (Vorl. 15) Verluste an organischer Substanz erleiden, außerdem aber findet auch fortwährend eine sehr beträchtliche Auswanderung gelöster Kohlehydrate (Vorl. 13) in den Stamm statt.

Wir können hier nicht besprechen, wie SACHS einen Maßstab für die Größe dieser Verluste gefunden hat; wir erwähnen nur sein Resultat, daß Helianthus pro Stunde und pro Quadratmeter 1,7—1,88 g, Cucurbita 1,5 g Trockengewicht bildet. Auf Grund dieser Zahlen berechnet dann SACHS, daß an einem warmen und klaren Sommertag eine kräftige Sonnenblume 36 g, eine Kürbispflanze sogar 185 g Trockensubstanz bilden kann. — Neuerdings hat auch ARNO MÜLLER (1904) mit der gleichen Methode Bestimmungen über die Assimilationsgröße verschiedener Blätter gemacht und ist zu folgenden Werten gelangt:

Kohlehydrate, gebildet pro Stunde und pro Quadratmeter in Gramm:

Stärkeblätter:	Nymphaea	Rumex	Petasites	Helianthus	Nicotiana
	2,373	2,215	2,045	1,823	1,378

Zuckerblätter:	Tulipa	Arum	Colchicum	Allium
	1,267	1,004	1,217	1,193

Der Wert für Helianthus stimmt recht gut mit dem SACHSschen für die gleiche Pflanze überein. Andere Pflanzen haben aber auch erheblich größere Assimilationsleistungen aufzuweisen, während bei den in der zweiten Zeile aufgeführten Blättern die Assimilation um ein Beträchtliches niedriger ist als bei Helianthus. Diese vier Pflanzen besitzen aber sog. Zuckerblätter (vgl. S. 126), denn sie bilden unter gewöhnlichen Verhältnissen keine Stärke. Wie es scheint, ist die Assimilation ganz allgemein in Stärkeblättern größer als in Zuckerblättern.

Die Erwähnung der „Stärke"- und der „Zuckerblätter" legt es nun nahe, die bei der Assimilation auftretenden Kohlehydrate, von deren Qualität früher gesprochen wurde, auch quantitativ zu verfolgen. Wir sprachen bisher immer von der Zunahme der Trockensubstanz oder der Kohlehydrate. In der SACHSschen Abhandlung dagegen ist stets nur von der „Stärkebildung" die Rede, weil man damals noch annahm, daß alle Assimilate in Gestalt von Stärke deponiert würden.

Zehn Jahre später haben Brown und Morris (1893) mit der „Blatthälftenmethode“ die Sachsschen Versuche wiederholt und im wesentlichen bestätigt, wenn sie auch kleinere Zahlen bekamen. Sie haben aber auch gezeigt, daß nur ein Bruchteil der Assimilate in Form von Stärke gefunden wird; in einem Fall z. B. ergab sich für Helianthus pro Quadratmeter in 12 Stunden eine Gewichtszunahme von 8,566 g, außerdem waren 4 g schon weggeleitet; aber von diesen 8,5 g waren nur 1,4 g Stärke, alles übrige Zucker. Ein solches Ergebnis ließ sich nach den mitgeteilten Befunden von A. Meyer, sowie mehreren in der Zwischenzeit erschienenen Arbeiten erwarten, wichtiger sind deshalb die Studien derselben Verfasser über die Natur der auftretenden Zucker, zu denen sie hauptsächlich die Blätter von Tropaeolum benutzten. Im folgenden teilen wir die Ergebnisse einiger ihrer Versuche ausführlich mit, ohne auf die Methode einzugehen, mit denen sie gewonnen sind. Die Zahlenangaben bedeuten Gramme auf 100 g der Blatttrockensubstanz:

	I			II		III		IV	
	a	b	c	a	b	a	b	a	b
Stärke	1,23	3,91	4,5	3,24	4,22	3,69	2,98	5,43	0,91
Rohrzucker	4,65	8,85	3,86	4,94	8,02	9,98	3,49	7,33	3,35
Dextrose	0,97	1,20	0,00	0,81	0,00	0,00	0,58	0,00	1,34
Lävulose	2,99	6,44	0,39	4,78	1,57	1,41	3,46	2,11	3,76
Maltose	1,18	0,69	5,30	1,21	3,62	2,25	1,86	2,71	1,28
Zucker im ganzen	9,69	17,18	9,58	11,74	13,21	13,64	9,39	12,15	9,73

Vers. Ia) Die Blätter sind morgens 5 Uhr analysiert.
b) Die Blätter sind morgens 5 Uhr abgeschnitten worden; untersucht wurden sie nach 12-stündiger Assimilation.
c) Die Blätter verblieben an der Pflanze und wurden nach 12-stündiger Assimilation untersucht.
Vers. II. Blätter an der Pflanze: a) um 9 Uhr, b) um 4 Uhr analysiert.
Vers. III und IV. Abgeschnittene Blätter: a) vormittags analysiert, b) 24 Stunden später, nachdem sie inzwischen im Dunkeln verweilt hatten.

Diese Versuche beanspruchen ein hohes Interesse, weil sie wohl die eingehendsten quantitativen sind, die bisher vorliegen, und weil sie weiterer Forschung den Weg weisen; ihre Deutung ist aber keine ganz einfache. Die auftretenden Kohlehydrate lassen sich offenbar in zwei Gruppen von ganz verschiedenem Verhalten bringen:

1. solche, die während der Assimilation am Licht (I und II) beträchtlich an Menge zunehmen: Rohrzucker, Maltose, Stärke (Di- und Polysaccharide),

2. solche, die in der Dunkelheit (III, IV) zunehmen: Dextrose, Lävulose (Monosaccharide).

Dieses Ergebnis erscheint auf den ersten Blick etwas befremdend, denn man sollte doch erwarten, daß gerade die einfacheren Zucker (Dextrose und Lävulose) bei der Assimilation zuerst auftreten. Zweifellos ist das auch der Fall, aber sie werden sofort weiter verwendet, und deshalb häufen sie sich gar nicht an. Die Verwendung ist mindestens eine dreifache: einmal wandern diese Hexosen in sehr großer Menge aus (man vgl. Ic mit Ib); zweitens werden sie veratmet, und drittens geht aus ihnen auch der Rohrzucker und die Stärke hervor. Neben der Bildung der komplizierten Kohlehydrate findet aber stets auch eine Rückbildung der Hexosen aus ihnen statt,

und diese überwiegt im Dunkeln (III und IV). Wenn wir also die Dextrose und Lävulose als die *ersten Assimilationsprodukte* bezeichnen, so sind der *Rohrzucker* und die *Stärke* als „*Reservestoffe*" zu betrachten, die von der assimilierenden Zelle vorübergehend magaziniert werden, weil die Ableitung der Assimilate nicht so schnell vor sich gehen kann, wie die Bildung. — Manche Einzelheiten der Tabellen sind freilich noch unverständlich, doch wollen wir auf sie nicht im Detail hinweisen; möglich, daß hier eine größere Zahl von Untersuchungen Klarheit schaffen könnte. Ueber das Verhältnis der entstehenden Di- und Polysaccharide haben sich Brown und Morris die spezielle Vorstellung gemacht, daß die Stärke aus dem Rohrzucker, die Maltose aber aus der Stärke entstehen solle; diese Vorstellung dürfte kaum zutreffen und läßt außerdem manche Beobachtungstatsache unerklärt.

Die Annahme unserer Autoren, der *ganze* erworbene Kohlenstoff werde zunächst einmal in *Rohrzucker* übergeführt, ist also jedenfalls nicht erwiesen; zweifellos tritt gerade dieser Zucker *anderwärts* stark zurück. Auch liegt die Möglichkeit vor, daß der Kohlenstoff beim Assimilationsprozeß sich alsbald mit Stickstoff verbinde, und daß dann erst durch nachträgliche Spaltung dieser Verbindung die Kohlehydrate entstehen. Schon A. Meyer (1885) hielt die Bildung von Proteinstoffen im Assimilationsprozeß für nicht unwahrscheinlich, wenn er auch keine durchschlagenden Beweise für diese Ansicht beibringen konnte. Ausführlicher hat sich namentlich Saposchnikoff mit dieser Frage befaßt. Er bestimmte den Anteil, den die Kohlehydrate an der ganzen, während der Assimilation gebildeten Trockensubstanz ausmachen, und fand (1890) ihn in verschiedenen Versuchen zu rund 68 Proz., 87 Proz. und 64 Proz. Daß der entsprechende Fehlbetrag von 32, 13 und 36 Proz. *Eiweiß* sei, hat er damals schon vermutet und später (bes. 1895) näher zu begründen versucht. Es wurde an abgeschnittenen Blättern die Zunahme von Kohlehydraten und Eiweiß während der Beleuchtung untersucht. Besonders wenn die Blätter in stickstoffhaltige Nährlösungen tauchten, konnte eine lebhafte Eiweißbildung konstatiert werden; auch wirkte eine Verminderung des Lichtes dahin, die Bildung von Kohlehydraten zu schwächen, die von Eiweiß aber relativ zu fördern. Aus diesen und anderen Versuchen Saposchnikoffs geht nun aber nicht das hervor, was er selbst gerne schließen möchte, daß nämlich Eiweiß der „erstgebildete Reservestoff der Kohlenstoffassimilation" ist, vielmehr stehen sie in vollem Einklang mit der Annahme, *daß Eiweiß erst sekundär aus Kohlehydraten* aufgebaut werde.

Die angeführten Ergebnisse über die Quantität des assimilierten Kohlenstoffes gingen von der Sachsschen Blatthälftenmethode aus oder schlossen sich an sie an. Wenn auch die Fehler bei der Bestimmung der Blattflächen sehr gering bleiben, so sind doch in der ungleichen Dicke symmetrischer Blattteile Ursachen zu Ungenauigkeiten in Menge gegeben; zudem ist eine Beschränkung auf das einzelne Blatt geboten, weil ein Vergleich von Flächenstücken, die verschiedenen Blättern entnommen sind, erst recht zu Fehlern führen müßte. Darum ist es von Interesse, noch die Kre[illegible]he Methode zur Mengenbestimmung der Assimilate anzufü[illegible]ifellos die genaueste ist, da sie von Zufälligkeiten in [illegible]tur ganz unabhängig ist. Kreussler (1885—1890) sc[illegible]tene Zweige der Versuchs-

pflanzen in geeignete Glocken ein, durch welche eine bekannte Menge Luft von bekanntem Kohlensäuregehalt hindurchfloß. Es wurde untersucht, wieviel von dieser Kohlensäure aus dem Apparat austritt und gleichzeitig berücksichtigt, wieviel Kohlensäure in derselben Zeit durch die Atmung entsteht; so konnte sehr genau ermittelt werden, wieviel CO_2 von der Pflanze absorbiert wird. Da KREUSSLER indes mit relativ kohlensäurereicher Luft arbeitete und die Versuchsobjekte der Beleuchtung durch elektrisches Licht aussetzte, so geben seine Resultate für die normalen Assimilationsbedingungen keine Auskunft über die Quantität der zersetzten Kohlensäure; wir besprechen sie also hier nicht. GILTAY (1898) und BROWN (1899) haben dann diese Methode in modifizierter Weise benutzt. Sie arbeiteten mit der gewöhnlichen atmosphärischen Luft, deren CO_2-Gehalt genau bestimmt wurde; sie benutzten ferner Tageslicht und führten in die Glocke nur einzelne Blätter ein, die mit der normalen Pflanze in Verbindung blieben und so vor Welkwerden viel leichter zu schützen waren, als das bei abgeschnittenen Blättern jemals möglich gewesen wäre. GILTAY hat mit einer großen Anzahl von Pflanzen sowohl in Europa wie in Indien experimentiert; berechnet man seine Werte auf den Quadratmeter und die Stunde, so ergeben sie etwa 0,4—0,8 g in Europa und 0,4—1,4 g in Indien. Die Assimilation in den Tropen übertrifft also die in Mitteleuropa stattfindende nur unerheblich. Speziell für die Sonnenblume ergab sich in Europa und in Java ganz der gleiche Mittelwert, nämlich 0,58 g. Ganz ähnliche Werte fand BROWN, dessen Versuche erst 1905 in ausführlicherer Form erschienen sind: er fand für Helianthus 0,4—0,5 g, bei einigen anderen Pflanzen auch etwas weniger, bei Polygonum das Maximum mit 0,593 g. Wie man sieht, geben die GILTAYschen wie die BROWNschen Bestimmungen sehr viel niedrigere Zahlen als die von SACHS und A. MÜLLER mit der Blatthälftenmethode erhaltenen. BROWN wirft denn auch der Blatthälftenmethode eine solche Menge von Fehlern vor, daß erst neue Versuche nötig sein dürften, um festzustellen, ob sie überhaupt noch einen Anspruch auf Beachtung machen kann.

Vorlesung 10.

Die Assimilation des Kohlenstoffes bei der autotrophen Pflanze II.

Was wir bis jetzt über die Assimilation des Kohlenstoffes kennen gelernt haben, läßt sich kurz so zusammenfassen: die grüne Pflanze zerlegt die in der Luft — bezw. im Wasser — enthaltene Kohlensäure, spaltet Sauerstoff ab und baut Kohlehydrate auf. Dieser Prozeß kann nur unter Mitwirkung des Sonnenlichtes in den Chlorophyllkörnern stattfinden. Wir wollen in dieser Vorlesung unsere Kenntnisse erweitern, indem wir insbesondere noch ins Auge fassen, wie die äußeren Verhältnisse teils direkt, teils indirekt, indem sie die Pflanze beeinflussen, auf die Kohlenstoffassimilation von Ein-

fluß sind. Wir knüpfen unmittelbar an den Schluß der vorigen Vorlesung an und fragen, wie die Pflanze in den Besitz der Kohlensäure gelangt. In einem Versuch Browns (1905) nahm der Quadratmeter Blattfläche von Helianthus 440 ccm Kohlensäure in der Stunde auf, also rund einen halben Liter. Es fragt sich zunächst, wie groß eigentlich der CO_2-Gehalt der Luft ist und ob er für die Bedürfnisse der Blätter ausreicht.

Der Kohlensäuregehalt der Luft ist schon sehr häufig und sehr genau gemessen worden, und es hat sich herausgestellt, daß er in ganz engen Grenzen schwankt, also nahezu konstant ist, wenn wir nicht den Erdboden sowie die unmittelbar an ihn anschließenden Luftschichten untersuchen. Die letzten Untersuchungen rühren von Brown (1905) her, und dieser fand in England im Durchschnitt 2,94 Teile CO_2 in 10000 Teilen Luft. (Minimum 2,43, Maximum 3,60.) Diese Zahl stimmt gut mit den älteren Ergebnissen, z. B. mit denen von Reiset, der 2,9, und denen des Montsouris-Laboratoriums, das 3,0 auf 10000 als Mittelwert zahlreicher Einzelbeobachtungen angibt. Auf die festgestellten Schwankungen des CO_2-Gehaltes wollen wir hier nicht eingehen, da sie für das Leben der Pflanzen ohne Bedeutung sind. Es ist schon S. 116 die Frage gestreift worden, ob denn die Kohlensäure der Luft nötig sei für das Gedeihen der grünen Pflanze, und ob diese nicht auch aus dem Vorrat des Bodens die Kohlensäure schöpfen könne. Das wurde verneint, doch dürfte hier der Ort sein, nochmals auf die Versuche zurückzukommen, die den Beweis dafür erbracht haben. Es war nämlich von verschiedenen Forschern, am nachdrücklichsten wohl von Unger (1855), behauptet worden, die Kohlensäure der Atmosphäre reiche nicht aus, die im Boden enthaltene müsse mitverwendet werden. Demgegenüber konnte aber Moll (1877) zeigen, daß eine Pflanze, die Kohlensäure nur durch die Wurzel aufnimmt, es niemals zur Bildung von Stärke in den Blättern bringt, also offenbar Mangel an CO_2 leidet. Das ist auch begreiflich, denn der Weg von der Wurzel zum Blatt ist weit, die Leitung kann also nur langsam erfolgen, und unterwegs schon wird die Hauptmasse der Kohlensäure von den Chlorophyllkörnern der Stengelrinde abgefangen werden.

Wenn aber die CO_2 der Luft die Kohlenstoffquelle der grünen Pflanze ist, so muß man fragen: wie ist es möglich, daß, obwohl die Pflanze fortdauernd auf eine Verminderung der Kohlensäure hinarbeitet, diese doch in einem nahezu konstanten Verhältnis gefunden wird? In der Tat sind die Mengen von Kohlensäure, die die Pflanzenwelt der Luft entzieht, sehr beträchtliche: das zeigt die folgende Ueberlegung (nach Sachs 1884). Eine Sonnenblume hat ungefähr 1,5 qm Blattfläche. Legen wir das oben angeführte Experiment unserer Betrachtung zu Grunde, so würde sie pro Stunde 660 ccm Kohlensäure aufnehmen und diese wiegen etwa 1,3 gr. Daraus können wir einen Kohlensäureverbrauch von rund 400 gr pro Monat berechnen, wenn wir die tägliche Assimilationszeit zu 10 Stunden ansetzen. Denken wir uns die ganze Landfläche unseres Planeten so mit Sonnenblumen bestellt, daß auf jeden Quadratmeter eine, also auf den Quadratkilometer 1 Million kommt, dann würden die auf d[illegible] [illegible]nen qkm Land der Erde stehenden Sonnenblumen 54 Bill[illegible] [illegible]-säure in einem Monat aufzehren; da nach der üb[illegible] [illegible] 2500 Billionen kg CO_2 in der Atmosphär[illegible]

diese für ungefähr 50 Monate ausreichen. Etwas länger würde der Kohlensäurevorrat der Luft vorhalten, wenn wir den Kohlenstoffbedarf des Waldes nach EBERMAYER (1885) einer entsprechenden Rechnung zu Grunde legen wollten. — Auf alle Fälle zeigt eine solche Ueberlegung, daß die zur Zeit in der Atmosphäre existierende Kohlensäure durch die Tätigkeit der grünen Pflanzen in einigen Jahren aufgebraucht sein muß. Da nun aber tatsächlich, seitdem genauere Analysen ausgeführt werden, eine Abnahme derselben nicht beobachtet werden konnte, so müssen auf der Erde Prozesse stattfinden, die eine Kohlensäure*bildung* in dem Maße zur Folge haben, daß der Verbrauch gedeckt wird.

Auf diese Prozesse, deren Wichtigkeit für die Existenz von Organismen auf der Erde einleuchtet, muß hier wenigstens mit ein paar Worten hingewiesen werden. Wir kennen mehrere Quellen für Kohlensäure. In der anorganischen Natur sind es die Vulkane und die aus dem Erdboden zutage tretenden Quellen, die große Mengen von CO_2 liefern. In der organischen Welt ist die *Atmung* der gesamten Tierwelt als Kohlensäurequelle bekannt genug. Eine Schätzung ihrer Gesamtmenge ist aber nicht durchzuführen, nur vom Menschen kennen wir einigermaßen die dazu nötigen Zahlen; aus ihnen folgt (PFEFFER, Physiol. 1, 279), daß die Menschheit täglich 1200 Millionen, also im Jahr 0,438 Billionen kg CO_2 liefert, d. h. also etwa den 6000. Teil des Gesamtvorrates der Luft. Der Mensch trägt dann ferner durch das Verbrennen von Holz und Kohle etc. zur Bereicherung der Luft an CO_2 bei; nach NOLL (1894, 166) senden die Kruppschen Werke allein täglich $2^1/_2$ Millionen kg Kohlenstoff als CO_2 in die Atmosphäre. Dazu kommt dann noch die Atmungstätigkeit der Pflanzenwelt. Wenn wir auch nicht imstande sind, Produktion und Verbrauch der Kohlensäure auf unserem Planeten rechnerisch zu verfolgen, so begreifen wir doch die Möglichkeit der tatsächlich gefundenen Bilanz. Ferner sehen wir leicht ein, wie besonders durch die fortdauernden Luftströmungen eine gleichmäßige Verteilung der CO_2 in der Atmosphäre herbeigeführt werden muß, so daß man überall rund 0,03 Proz. findet.

Nicht so gleichmäßig ist dieser wichtige Stoff in den Gewässern verteilt. Es ist ja bekannt, daß die Absorption eines Gases im Wasser von seinem Partiärdruck und von der Temperatur abhängt. Je nachdem nun das Wasser die Kohlensäure aus der Atmosphäre oder aus der Bodenluft absorbiert, wird es recht verschiedene Quantitäten davon aufnehmen können; und der Einfluß der Temperatur ist bei der Kohlensäure so stark, daß bei 0° doppelt so viel absorbiert wird als bei 20° C. Wasser von 15° C, das in Berührung mit der Atmosphäre steht, hat ungefähr den gleichen Kohlensäuregehalt wie diese, d. h. 0,03 Proz. — Neben der gelösten steht dann übrigens vielfach der Pflanze auch die chemisch gebundene Kohlensäure der Bikarbonate im Wasser zur Verfügung. Auch im Wasser sorgen die *Strömungen* für raschen Ausgleich etwa vorhandener Differenzen im CO_2-Gehalt.

Die Erfahrung lehrt, daß die in der Natur gegebene starke Verdünnung der Kohlensäure die Pflanzen an einer energischen Assimilation und dementsprechend gutem Gedeihen nicht verhindert. Versuche aber haben gezeigt, daß mit der Zunahme der Kohlensäure in der Luft auch die Menge der Assimilate zuzunehmen pflegt. Es

wurde schon oben darauf aufmerksam gemacht, daß es Pflanzen gibt, die zwar nicht in gewöhnlicher Atmosphäre, wohl aber in CO_2-reicherer Luft Stärke bilden können; das Auftreten von Stärke bei ihnen ist aber die Folge einer Vermehrung des gebildeten Zuckers. In der Tat haben alle Untersuchungen von GODLEWSKI (1873) und KREUSSLER (1885) bis zu BROWN und ESCOMBE (1902), PANTANELLI (1903), sowie BLACKMAN und MATTHAEI (1905) ergeben, daß eine Steigerung des Kohlensäuregehaltes der Luft eine Zunahme der Assimilation herbeiführt. Andrerseits ist bekannt, daß ein höherer Gehalt an CO_2 auf Spaltöffnungsschluß hinarbeitet (DARWIN 1898; vgl. S. 139) und dadurch schädigt; ein noch höherer Gehalt endlich wirkt direkt als Gift und schädigt alle Lebensprozesse (LOPRIORE 1895). Demnach muß eine gewisse mittlere Menge die beste Wirkung ausüben. Dieses Optimum hat indes keine fixe Lage, da die Assimilationsenergie auch noch von mehreren anderen Faktoren, z. B. Licht und Temperatur abhängt. So kann es kommen, daß ein CO_2-Gehalt der Luft, der bei einer bestimmten Lichtintensität die maximale Assimilation ermöglicht, bei höherer Lichtintensität suboptimal erscheint etc. (BLACKMAN 1905).

Wir wenden uns jetzt zu der Frage, wie die Kohlensäure in das Blatt bezw. in die assimilierenden Zellen gelangt. In dieser Hinsicht verhalten sich die untergetauchten Wasserpflanzen ganz anders als die Landpflanzen. Die submersen Wasserpflanzen sind beim Bezug von Kohlensäure, überhaupt von Gasen, durchaus auf die im Wasser gelösten Gase angewiesen, und diese können nur auf dem Wege der Diffusion durch die lückenlos schließende Epidermis ins Innere der Pflanze gelangen. Wenn die Gase erst einmal die Außenwand der Epidermis durchsetzt haben, so können sie weiter von Zelle zu Zelle diffundieren, sie können aber auch durch die Innenwand der Epidermiszellen in die Lufträume übertreten, die bei den Wasserpflanzen stets reichlich entwickelt sind, und können von diesen aus dann in die einzelnen Zellen eindringen. Die Diffusion durch die Epidermis in den Interzellularraum vollzieht sich nun (DEVAUX 1889) nach denselben Gesetzen, die EXNER für die Diffusion der Gase durch eine Wasserlamelle festgestellt hat, d. h. die Diffusionsgeschwindigkeit der Gase ist proportional ihrer Löslichkeit im Wasser und umgekehrt proportional der Wurzel aus ihrer Dichte. Daraus folgt, daß die Diffusionsgeschwindigkeit des Sauerstoffes doppelt so groß, die der Kohlensäure 55-mal so groß ist als die des Stickstoffes. Wenn die Diffusionsbewegung der Gase zu einem Gleichgewichtszustand geführt hat, findet sich in den Interzellularen Luft von ungefähr der gleichen Zusammensetzung und von demselben Druck wie in der Atmosphäre. Durch die Atmung (Vorl. 15) entsteht keine wesentliche Aenderung in diesem Zustand, wohl aber durch die Kohlensäureassimilation. Da die Kohlensäure in dem Maße, als sie verbraucht wird, rasch von außen nachströmt, während der aus ihr entstehende Sauerstoff nur langsam nach außen diffundiert, so kommt es zu einer Drucksteigerung in den Interzellularen und schließlich zu dem Austreten von Gasblasen aus zufälligen oder absichtlich angebrachten Wunden. Diesen Blasenstrom haben wir schon früher kennen gelernt und als Maßstab für die CO_2-Zerlegung benutzt. Daß die austretende Luft kein reiner Sauerstoff sein kann, sondern nur ein sauerstoffreicheres Gasgemisch, ist jetzt, wo wir die

Epidermis) auf eine Strecke weit, so tritt überall in der Nähe der künstlichen Eintrittspforten der Kohlensäure Stärkebildung ein. Daß sie lokal beschränkt bleibt, ist leicht begreiflich, da ja die der Oeffnung zunächst liegenden Zellen sofort den geringen Kohlensäurevorrat der Luft erschöpfen. Auch in den vor kurzem erwähnten Versuchen MOLLS (1877) zeigte sich stets die Stärkebildung auf die Stellen der Blätter beschränkt, die direkt Kohlensäure aufnehmen konnten, und deshalb ist ja auch die mit dem Wasser aus dem Boden aufgenommene CO_2 für die Blätter ohne Bedeutung.

Die Interzellularen, als deren Ausführgänge die Spaltöffnungen betrachtet werden können, sind von großer Bedeutung für das Vordringen der Kohlensäure zu der einzelnen chlorophyllhaltigen Zelle. Jede derselben grenzt irgendwo direkt an einen Interzellularraum an und steht durch diesen mit der äußeren Atmosphäre in Verbindung. Die Bewegung der Kohlensäure in den Interzellularen erfolgt jedenfalls in erster Linie auf dem Wege der Diffusion; am Eingang des Blattes, an der Spaltöffnung herrscht der Partialdruck der Kohlensäure in der Luft, an die assimilierenden Zellen wird die Kohlensäure stets vollkommen absorbiert, es herrscht also hier der Druck Null; somit ist das für Diffusion nötige Gefälle dauernd gegeben. Daß neben Diffusion auch molare Bewegungen der Interzellularluft mit dazu beitragen, die Kohlensäureversorgung des Mesophylls zu beschleunigen, kann kaum bezweifelt werden. Ungleiche Erwärmung, ferner Biegungen der Pflanze durch den Wind und, Hand in Hand damit, Deformationen der Interzellulargänge müssen zu solchen Luftströmungen führen.

Betrachten wir nun zunächst einmal die Stomata im Zustand weitester Oeffnung, und fragen wir, wie ist es möglich, daß durch so winzige Poren die so spärlich vorhandene Kohlensäure in so großen Mengen in das Blatt eindringen kann, daß Helianthus pro Stunde und pro Quadratmeter 0,5 g Kohlehydrat bilden kann? Wir verdanken erst den neuesten Untersuchungen von BROWN und ESCOMBE (1900) vollen Aufschluß über diese Frage. Diese Autoren gingen von rein physikalischen Versuchen aus: sie ließen die Kohlensäure der Luft durch eine enge Oeffnung in einer dünnen Wand in ein Gefäß diffundieren, auf dessen Grund sich eine Lösung von Kalilauge befand. Sie fanden, daß die diffundierenden Mengen nicht von der Querschnittfläche der Oeffnung, sondern von der Größe ihres linearen Durchmessers abhängen. Wenn durch eine Oeffnung von 4 mm Durchmesser in der Zeiteinheit z. B. die Kohlensäuremenge 2 durchgelassen wird, so geht in derselben Zeit durch eine Oeffnung von 2 mm Durchmesser die Menge 1 durch; die Kohlensäuremengen verhalten sich wie 2 : 1, die Querschnittsflächen der Oeffnungen dagegen wie 4 : 1. Mit der Abnahme der Oeffnung muß demnach die Diffusionsgeschwindigkeit zunehmen. Wenn sich nun, bei Vorhandensein zahlreicher Oeffnungen in der Scheidewand, die Wirkungen dieser einfach addieren, dann müssen Fälle denkbar sein, in denen die Diffusion durch eine durchlöcherte Scheidewand sich gerade so vollzieht, wie wenn gar keine Scheidewand da wäre. BROWN findet, daß dies eintritt, wenn die einzelnen Oeffnungen so weit auseinanderliegen, daß sie sich gegenseitig in ihrer Wirkung nicht beeinflussen; dies ist der Fall, wenn ihr Abstand wenigstens gleich ihrem 10-fachen Durchmesser ist. Wendet man die

Ergebnisse dieser physikalischen Versuche[1]) auf das Einströmen von Kohlensäure in die Blätter an, so ist zunächst zu berücksichtigen, daß die Oeffnungen der Stomata keine Kreis- sondern Ellipsenform besitzen. Wollte man nun direkt den Durchmesser, und zwar den langen dieser Ellipsen, als die Größe betrachten, von der die Diffusion abhängt, so würde damit ja schon gesagt sein, daß die Weite der Oeffnung gar keine Rolle spiele, und das stände in schroffem Gegensatz zu den Beobachtungstatsachen, die wir noch kennen lernen. Nach den Auseinandersetzungen STEFANS verhält sich denn auch die Sache ganz anders; eine elliptische Oeffnung leistet für die Diffusion dasselbe wie eine kreisförmige von gleicher Fläche; jede nicht-kreisförmige Oeffnung muß also erst auf eine flächengleiche kreisförmige umgerechnet werden, und der Durchmesser der letzteren ist dann erst die bei der Diffusion zur Geltung kommende Größe. So finden BROWN und ESCOMBE die wirksame Oeffnung zwischen den Schließzellen des Helianthusblattes zu 0,0000908 qmm, und das entspricht einer Kreisfläche von 0,0107 mm Durchmesser. Die Entfernung der einzelnen Spaltöffnungen voneinander ist ungefähr gleich ihrem 8-fachen Durchmesser; sie stören sich also gegenseitig etwas, aber doch nur wenig. Nimmt man weiter an, die Absorption der Kohlensäure durch das Mesophyll sei eine vollkommene, so können nach der Zahl der Stomata 2,095 ccm pro Quadratzentimeter und pro Stunde absorbiert werden. Tatsächlich absorbiert aber das Blatt, zur Bildung von in maximo 0,6 g Kohlehydrat pro Quadratmeter, nur 0,0447 ccm pro Quadratzentimeter, also nur etwa 2 Proz. der theoretisch möglichen Menge. Das muß damit zusammenhängen, daß die Kohlensäure nur langsam absorbiert wird — sie muß ja erst noch die Zellwand durchwandern — so daß also die Partiärpressung in geringer Entfernung unter den Spalten noch weit vom Endwert Null entfernt ist, während sie im physikalischen Experiment diesen Wert rasch erreicht. „Die Struktur des typischen Laubblattes“ — so sagt BROWN — „ist ein wunderbares Beispiel der Anpassung an die Gesetze der Physik und demonstriert in auffallender Weise die Eigenschaften einer mehrfach durchlöcherten Scheidewand, die mit ihren kleinen, in Abständen ihres 6—8-fachen Durchmessers stehenden Poren, obwohl diese nur 1—3 Proz. der Oberfläche ausmachen, dennoch einen vollkommen freien Gasaustausch gestattet.“

Die Spaltöffnungen sind aber nicht immer in maximaler Weite geöffnet, vielmehr ändert sich die Größe der Oeffnung, wie wir bei Gelegenheit der Transpiration feststellen konnten, je nach den äußeren Umständen sehr. Wenn starke Beleuchtung die Spaltöffnungen zu maximaler Oeffnung bringt, so müssen wir darin eine Einrichtung erkennen, die für die Kohlenstoffassimilation von fundamentalster Wichtigkeit ist. Denn mit steigender Lichtintensität nimmt die Assimilationsgröße (vgl. S. 143) zu, vorausgesetzt, daß genügend Kohlensäure zur Verfügung steht. Die Luftfeuchtigkeit wirkt, wie gezeigt wurde, in dem Sinne, daß ihre Vermehrung eine Oeffnung, ihre Verminderung ein Schließen der Spaltöffnungen bedingt. Die exponierte Lage der Schließzellen bringt es nun mit sich, daß vielfach schon

1) Von physikalischer Seite (P. NELL 1905) haben die BROWN-ESCOMBEschen Versuche eine Nachprüfung erfahren, die keineswegs zu einer vollen Bestätigung geführt hat.

lange bevor ein sichtbares Welken am Blatte stattgefunden hat, ein vollkommener Spaltenverschluß eingetreten ist. Dieser ist für die Erhaltung des Lebens der Pflanze unentbehrlich, da sonst ein Vertrocknen erfolgen müßte; er ist also eine Schutzvorrichtung gegen zu starke Transpiration, ist aber für den Prozeß der Kohlenstoffassimilation schädlich. In vielen Versuchen ist festgestellt worden, wie sehr die Größe der Assimilation vom Wassergehalt der Blätter abhängt, und namentlich KREUSSLER (1885) zeigte, daß abgeschnittene Zweige bei kräftiger Insolation schnell in der Assimilation nachlassen. Sind gar die Blätter wirklich welk (NAGAMATZ 1887), so hört die Assimilation ganz auf. Hieran ist nur der Spaltenschluß, der Mangel an Kohlensäure schuld, denn in Pflanzen, die die Kohlensäure durch die Zellwände aufnehmen (Moose und Flechten) wird durch Wasserverlust die Assimilation nicht so stark herabgesetzt wie bei den Laubblättern (BASTIT 1891, 522; JUMELLE 1892, 166), und bei Algen kann Fortdauer der Assimilation sogar nach Eintritt der Plasmolyse konstatiert werden (KLEBS 1888). Dies gilt aber keineswegs allgemein; vielmehr wirkt eine Herabsetzung des osmotischen Druckes meist schon lange vor Erreichung des plasmolytischen Zustandes ungünstig auf die Assimilation (PANTANELLI 1903, TREBOUX 1903). Neben Licht und Luftfeuchtigkeit wirken auch noch andere Faktoren auf das Spiel der Spaltöffnungen. Wir erwähnen von ihnen nur die Kohlensäure, die nach DARWIN (1898) auf einen Schluß der Stomata hinwirkt; leider wird die Konzentration der CO_2 nicht angegeben, die zu diesem Erfolg führt.

So haben wir in den Spaltöffnungen eine Einrichtung der Pflanze kennen gelernt, die von großer Wichtigkeit für die Assimilation ist, und die in ihrer Funktion vielfach von äußeren Momenten abhängt. Ihre Abhängigkeit von der Außenwelt wird noch dadurch vergrößert, daß diese auch die Entwicklung der Spaltöffnungen beeinflußt. Es sei hier nur erwähnt, daß in der Dunkelheit die Spaltöffnungen ganz unvollkommen ausgebildet werden. Aehnlich verhält es sich mit dem Chlorophyll; seine Entstehung und seine spätere Funktion ist in hohem Grade von äußeren Umständen abhängig. Bekannt ist ja die Tatsache, daß nur bei Algen (SCHIMPER 1885) und keimenden Coniferen (BURGERSTEIN 1900) das Chlorophyll im Dunkeln auftreten kann, während alle höheren Pflanzen im Dunkeln in den Chromatophoren nur die gelben Farbstoffe ausbilden, die wahrscheinlich keine Wirkung auf die Kohlensäure auszuüben vermögen. Auch wird das Chlorophyll im Dunkeln bald langsam, bald schnell zersetzt, es ist also in seiner Entstehung wie in seinem Bestand im allgemeinen vom Licht abhängig. Uebrigens genügt die kurze Einwirkung einer schwachen Lichtquelle, um die Ergrünung der Chloroplasten auch bei nachherigem Aufenthalt im Dunkeln herbeizuführen; ferner bedarf es keiner bestimmten Wellenlänge des Lichtes, vielmehr wird durch alle sichtbaren Strahlen, wenn auch mit verschiedener Geschwindigkeit, Ergrünen herbeigeführt (REINKE 1893). Zur Ausbildung des Chlorophylls ist auch eine nicht zu niedrige Temperatur erforderlich, denn zwischen 0° und 5° C tritt am Licht nur eine Vermehrung des schon vorhandenen gelben Farbstoffes ein (ELFVING 1880), und auch die Coniferenkeimlinge ergrünen im Dunkeln im allgemeinen nur bei Temperaturen, die oberhalb 9° liegen.

Wir haben jetzt einige äußere Faktoren besprochen, die dadurch,

daß sie gewisse Organe der Pflanze, die Spaltöffnungen und das Chlorophyll, in ihrer Ausbildung oder in ihrer Funktion beeinflussen, auch für den Assimilationsprozeß von Wichtigkeit sind. Wir knüpfen an sie die Besprechung äußerer Faktoren, soweit sie die Assimilation direkt beeinflussen; selbstverständlich ist aber zwischen diesen direkten und den indirekten Beeinflussungen dieses Prozesses durch die Außenwelt keine strenge Grenze zu ziehen. Ein und derselbe Faktor kann indirekt und direkt wirken. In der Tat kann ja z. B. die Kohlensäure in stärkerer Konzentration den Schluß der Stomata herbeiführen und so, anstatt einer aus physikalischen Gründen zu erwartenden Steigerung, eine Verminderung der Assimilation herbeiführen. Da der Einfluß der Kohlensäure, insbesondere ihrer Konzentration auf die Assimilation schon besprochen ist, so haben wir an dieser Stelle nur noch hervorzuheben, daß die Kohlensäure wahrscheinlich durch keine andere Verbindung ersetzt werden kann. Der Stoff, der in erster Linie in Betracht käme, ist das Kohlenoxyd und von diesem nahm man auf Grund der Untersuchungen von JUST (1882) an, daß es zwar unschädlich aber unverwertbar sei. In neuerer Zeit sind jedoch ganz kontroverse Angaben gemacht worden; von einer Seite wird behauptet, CO könne als Ersatz für CO_2 dienen (BOTTOMLEY 1903), während von anderer Seite (RICHARDS u. MC DOUGAL 1904) dies geleugnet, zugleich aber auch behauptet wird, es wirke stark toxisch.

An die Kohlensäure reihen wir den Sauerstoff an. Es gibt eine ganze Anzahl von Tatsachen, die beweisen, daß zum Beginn der Assimilation nachweisbare Spuren von Sauerstoff nicht vorhanden zu sein brauchen; das ist um so merkwürdiger, als so ziemlich alle Lebensprozesse der grünen Pflanze von der Gegenwart des Sauerstoffes abhängen. In dem oben (S. 118) angeführten Assimilationsversuch in faulendem Hämoglobin fehlt aber zuverlässig freier Sauerstoff, und doch beginnt die CO_2-Zerlegung in einem solchen Medium; mit ihrem Einsetzen hört dann freilich das Experiment schon auf, da ja damit Sauerstoff gegeben ist. Durch Studien von EWART (1897) haben wir indes die Fähigkeit gewisser Pflanzenpigmente kennen gelernt, Sauerstoff locker zu binden, und es liegt der Gedanke nahe, daß diese Eigenschaft weiter verbreitet sei, als man gewöhnlich annimmt, daß also auch in Versuchen wie dem angeführten zwar kein freier, wohl aber locker gebundener Sauerstoff der Pflanze zur Verfügung steht. Jedenfalls hört mit der Zeit die Fähigkeit der Pflanze auf, ohne O mit der Assimilation zu beginnen; es wäre also zu entscheiden, ob dieser Moment dann eintritt, wenn der locker gebundene Sauerstoff verbraucht ist, oder wenn die Chlorophyllkörner inaktiviert werden.

Von einer Inaktivierung der Chloroplasten (EWART 1896, PANTANELLI 1903) spricht man, wenn die Kohlensäurezerlegung durch irgend welche Faktoren inhibiert wird, die andre Prozesse in der Pflanze, z. B. die Atmung, nicht aufheben und die auch den Chloroplasten nicht sichtbar schädigen, so daß er nach Aufhebung der inaktivierenden Faktoren seine Tätigkeit wieder aufnehmen kann. In dieser Weise wirken eine ganze Reihe von Stoffen: Anästhetika und Antipyretika, Säuren und Alkalien. Auch die Kohlensäure in höherer Konzentration hat denselben Erfolg und auch eine Anhäufung v[illegible] Kohlehydraten beim Assimilationsprozeß führt zur temporären Ina[illegible]vierung der Chloroplasten. Demnach kann eine solche Inaktivie[illegible]

auch unbeabsichtigt bei Assimilationsversuchen eintreten, z. B. wenn man mit abgeschnittenen Blättern arbeitet, bei denen die Ableitung der Assimilate fehlt. (Vgl. SAPOSCHNIKOFF [1895] und die auffallenden Angaben bei BROWN und ESCOMBE [1905, S. 50].) Schließlich wäre noch extreme Temperatur und hohe Insolation zu nennen, auf die wir alsbald zurückkommen. — Daß die oben genannten Stoffe, wenn sie in geringer Menge zugegen sind, auch stimulierend wirken, kann uns nach dem was wir bei anderer Gelegenheit von Giften gehört haben, nicht wundern. Eine solche stimulierende Wirkung ist z. B. für Aether und Chloroform (KEGEL 1905), verdünnte Säuren (TREBOUX 1903) nachgewiesen und wird für andere Stoffe gewiß noch festgestellt werden können.

Die Temperatur, die so tiefeingreifende Wirkungen auf das Pflanzenleben ausübt, beeinflußt auch den Assimilationsprozeß in hohem Maße. Die Feststellung der quantitativen Abhängigkeit der Assimilation von der Temperatur ist indes keine ganz leichte, weil ja neben der Bildung von Assimilationsprodukten immer deren Zerlegung durch die Atmung einhergeht, und weil diese in anderer Weise von der Temperatur abhängig ist als jene. Die exaktesten Versuche auf diesem Gebiet rühren von MISS MATTHAEI (1904) her. Sie wurden bei künstlicher Beleuchtung an abgeschnittenen Blättern nach der KREUSSLERschen Methode gewonnen. Die Blätter blieben zunächst 1½ Stunden lang in der zu untersuchenden Temperatur; dann erst wurde die CO_2-Zerlegung pro Stunde bestimmt. Die Fig. 28 gibt die Resultate in graphischer Darstellung (S. 142). Auf der Abszisse ist die Temperatur angegeben; die Ordinaten geben die Menge der zerlegten CO_2 in Milligramm pro 50 qcm Blattfläche an. Die ausgezogene Linie entspricht dem Ergebnis der ersten Stunde des Versuchs. Es zeigt sich, daß die Menge der zerlegten CO_2 zunächst mit der Temperatur steigt, um dann oberhalb von 37,5° C so rasch abzufallen, daß etwa bei 45° keine Assimilation mehr stattfindet; unterhalb von 0° ist eine schwache CO_2-Zerlegung etwa bis —5° zu bemerken. In ähnlicher Weise hängen manche andere Funktionen der Pflanze von der Temperatur ab, und SACHS (1860), der zuerst hierauf aufmerksam machte, nannte die Temperatur, bei der die betreffende Funktion beginnt, das *Minimum*, die der höchsten Leistung entsprechende Temperatur *Optimum*, endlich die Temperatur, bei der die Funktion ausklingt, *Maximum*. Minimum, Maximum und Optimum bezeichnete er als *Kardinalpunkte*. Viele Untersuchungen sind seitdem sowohl bei der uns jetzt allein interessierenden Kohlensäureassimilation (besonders von KREUSSLER 1890), als auch bei anderen Lebensprozessen der Pflanze ausgeführt worden, um die Lage dieser Kardinalpunkte zu bestimmen. Aus den Untersuchungen von MATTHAEI geht aber hervor, daß diese Punkte überhaupt keine feste Lage haben. Bei allen niedrigen Temperaturen stimmen die Werte für die CO_2-Assimilation in successiven Stunden ziemlich gut überein; das Blatt arbeitet also mit gleichbleibender Energie. Oberhalb von 23,7° aber bemerkt man ein stetiges Fallen der Assimilationsgröße von Stunde zu Stunde. Dieses findet seinen Ausdruck in den gestrichelten Linien *II*, *III* und *IV* der Figur, die die Assimilation 1 bezw. 2 oder 3 Stunden nach der ersten Bestimmung darstellen. Die Folge dieses bei höheren Temperaturen rasch zunehmenden Abfalls ist dann, daß das Optimum, das bei der erst[illegible]g auf 37,5° C lag und bei einer Bestim-

mung nach kürzerer Einwirkung der Temperatur gewiß noch höher gefunden worden wäre, sich allmählich nach niederen Temperaturen verschiebt: 30,5° C in Kurve *IV.*

Eine interessante theoretische Interpretion der Assimilationskurve verdanken wir BLACKMAN (1905). Nachdem schon von KANITZ (1905) darauf aufmerksam gemacht worden war, daß unsere Kurve *I* zwischen

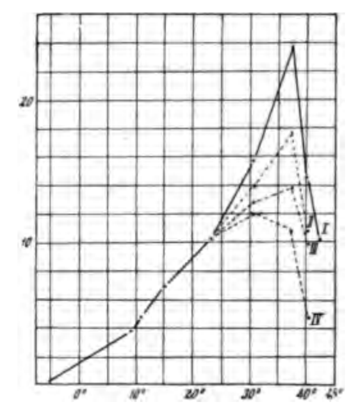


Fig. 28. Abhängigkeit der Assimilation von der Temperatur. Nach MATTHAEI 1904.

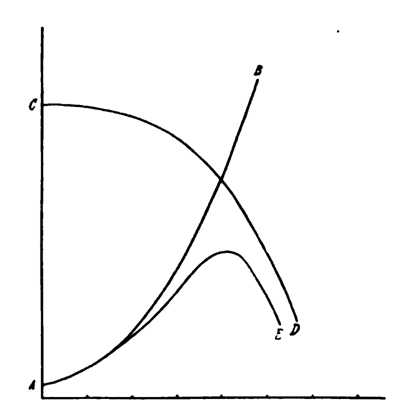


Fig. 29.

0° und 37° der VAN'T HOFFschen Regel von der Abhängigkeit der Reaktionsgeschwindigkeit chemischer Prozesse von der Temperatur entspreche, suchte BLACKMAN zu zeigen, daß diese Kurve der Ausdruck zweier entgegengesetzt verlaufender Prozesse ist. Die Kohlensäureassimilation müßte als ein chemischer Prozeß sich etwa in der Weise mit der Temperatur steigern, wie das die Kurve *AB* in Fig. 29 ausdrückt. Nun hat aber die Temperatur noch einen zweiten Erfolg, sie „inaktiviert" den Chloroplasten. Je höher die Temperatur ist, desto rascher wird diese Inaktivierung vollständig; ganz willkürlich können wir die Inaktivierungskurve durch die Linie *CD* unserer Figur darstellen. Durch gleichzeitige Einwirkung der steigernden und der retardierenden Wirkung der Temperatur kommt dann eine „Optimumkurve" *AE* zustande, wie wir sie tatsächlich beobachtet haben.

Wenn wir die Bedeutung des Lichtes zuletzt hier besprechen, so geschieht das nicht, weil dieselbe eine geringe wäre; sie ist im Gegenteil von ganz besonderem Interesse und kann am besten erörtert werden, wenn die anderen maßgebenden Faktoren schon besprochen sind. Die Tatsache, daß die Assimilation in engstem Zusammenhang mit dem Licht steht, ist außerordentlich leicht festzustellen; an jedem Elodeasproß läßt sie sich demonstrieren (vgl. S. 124). Die Gasblasenausscheidung, die am hellen Fenster mit einer gewissen Geschwindigkeit vor sich geht, nimmt sichtlich ab, wenn man die Pflanze der Rückwand eines Zimmers nähert, und sie hört ganz auf bei einer Beleuchtung, die von unserem Auge durchaus noch nicht als „Dunkelheit" empfunden wird. Diese schon früher angeführten Tatsachen sind aber strenge genommen nicht voll beweisend. Denn es geht ja, wie wir gesehen haben, in jeder grünen Zelle neben der CO_2-Zerlegung

eine CO_2-Bildung durch die Atmung einher. Der Prozeß der Atmung ist aber von der Beleuchtung so gut wie unabhängig, er dauert also bei Lichtverminderung mit gleicher Intensität fort, wie am direkten Sonnenlicht. So muß also eine Lichtintensität existieren, bei der die Assimilation nur soviel CO_2 zerstört, als die Atmung liefert, und dann treten keine Gasblasen mehr aus Elodea aus, dann weist auch die besonders empfindliche Bakterienmethode i. a. keine Assimilation mehr nach — nur durch quantitative chemische Methoden ist ihre Existenz dann noch sicherzustellen, wenn man die Atmungsgröße des betreffenden Pflanzenteils kennt. Bei noch weitergehender Lichtverminderung verrät sich schließlich die Assimilation nur noch durch eine Verminderung der Atmungsgröße, und erst wenn von einer solchen nichts mehr wahrzunehmen ist, hat sie ganz aufgehört.

Genauere Zahlenangaben über das Minimum der Lichtintensität, das noch CO_2-Zerlegung herbeiführt, liegen nicht vor, auch ist zu erwarten, daß die einzelnen Arten in diesem Punkt Differenzen aufweisen. Es ist ja eine nur zu gut bekannte Tatsache, daß die meisten Pflanzen im Zimmer nicht gedeihen wollen, und das liegt meistens an den mangelhaften Beleuchtungsverhältnissen unserer Wohnräume. Wenn nun einzelne Pflanzen, wie Clivia, Aspidistra, doch im Zimmer gedeihen, so könnte man daraus schließen wollen, sie hätten ein niedrigeres Beleuchtungsminimum als andere Pflanzen; erwiesen ist das weder für sie, noch für andere Schattenpflanzen, aber ein Grund ganz anderer Art für ihre Resistenz ist bekannt: sie haben eine geringe Atmung, also weniger Verlust an organischer Substanz und dementsprechend ein geringeres Bedürfnis an Neubildung derselben.

Mit dem Steigen der Lichtintensität wächst auch die CO_2-Assimilation. Bei höherer Lichtintensität, etwa von der Intensität des Sonnenlichtes an, gilt aber diese Proportionalität nicht mehr, und zwar aus mehreren Gründen. Erstens wirkt hohe Lichtintensität gerade wie hohe Temperatur inaktivierend auf das Chlorophyll; Pantanelli (1903) fand z. B. für Elodea, daß bei der Lichtintensität 1 (= Sonnenlicht) und $^1/_4$ die Kohlensäurezerlegung 50 Minuten lang mit gleicher Geschwindigkeit vor sich geht, während sie bei der Lichtintensität 4 schon nach 15 Minuten einen starken Rückgang aufweist. Zweitens kann trotz steigender Lichtintensität die CO_2-Zerlegung konstant bleiben, weil der Zufluß von Kohlensäure nicht ausreicht, um eine weitere Steigerung der Assimilation zu ermöglichen. Drittens kann die Temperatur einen beschränkenden Einfluß ausüben. — Durch den an erster Stelle genannten Einfluß wird die Kurve der Abhängigkeit der Assimilation von der Beleuchtung die Gestalt einer „Optimumkurve“ annehmen, und ihr Gipfelpunkt wird mit der Zeit auf niedrigere Lichtintensitäten rücken. Der Einfluß einer ungenügenden Versorgung mit CO_2 oder einer niedrigen Temperatur wird sich darin äußern, daß die Kurve anfangs der Lichtintensität proportional steigt und dann horizontal verläuft. Die Fig. 30 (S. 144) stellt diese Verhältnisse schematisch dar. — Es gilt somit auch hier das Gesetz des Minimums: der im Minimum gegebene Faktor beherrscht die Produktion der organischen Substanz.

Blackman und Matthaei (1905) haben gezeigt, daß in der Natur sogar in diffusem Licht der Mangel an CO_2 das mögliche Assimilationsmaximum nie erreichen läßt. Als sie den CO_2-Gehalt der Luft künstlich erhöht hatten, ergab sich, daß die

Temperatur der Blätter die volle Ausnützung des Sonnenlichtes verhindert, und zwar in direktem Sonnenlichte stets, in diffusem Tageslicht nur an kühlen Tagen. An warmen Tagen dagegen reicht in diffusem Licht die Lichtintensität nicht aus, um die bei der hohen Temperatur mögliche maximale Assimilation zu erzielen.

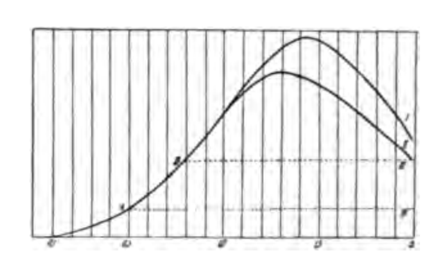


Fig. 30. Die Abszisse gibt Lichtintensitäten, die Ordinaten Assimilationsgrößen. Kurve *I* Assimilation bei ausreichendem CO_2-Gehalt und hoher Temperatur. Kurve *II* unter gleichen Verhältnissen wie *I*, aber einige Zeit später. Kurve *III* Assimilation bei ausreichender Temperatur, aber geringem CO_2-Gehalt der Luft. Nach Erreichung des Punktes *B* verläuft die Kurve horizontal, weil ein höherer Assimilationswert durch CO_2-Mangel verhindert wird. Kurve *IV* Assimilation bei ausreichender CO_2-Menge, aber bei niedriger Temperatur: nach Erreichung des Wertes *A* wird eine Steigerung der Assimilation durch die niedrige Temperatur unmöglich gemacht.

Das Sonnenlicht ist bekanntlich aus Strahlen verschiedener Brechbarkeit, verschiedener Wellenlänge, verschiedener Farbe zusammengesetzt, und dementsprechend hat man schon vor langer Zeit gefragt, ob sie alle in gleicher Weise wirksam sind oder nicht. Ueber diese Frage hat sich eine große Literatur entwickelt, deren Resultate indes nicht ganz im Verhältnis zu der aufgewandten Arbeit stehen, weil viele Schwierigkeiten da zu überwinden waren — genauer gesagt, noch zu überwinden sind, denn zu einem definitiven Abschluß sind die Fragen auch heute noch nicht gekommen. Die ersten Versuche rühren von DAUBENY (1836) her, der die Pflanzen hinter farbigen Gläsern wachsen ließ; diese Methode ist auch heute noch für Demonstrationszwecke sehr brauchbar, aber für exakte Untersuchungen durchaus zu verwerfen; denn das Licht, das man so erhält, ist kein monochromatisches. Auch wenn man mit farbigen Lösungen operiert, gelangt man nicht viel weiter, denn wenn die filtrierten Strahlen wirklich monochromatisch sein sollen (LANDOLT 1894), so sind sie notwendigerweise auch sehr lichtschwach und deshalb für physiologische Zwecke schlecht zu brauchen. Darum sind bei allen exakten neueren Arbeiten die gefärbten Medien nur nebenher verwendet worden, während man den Hauptwert auf die Herstellung eines spektral zerlegten Lichtes legte. DRAPER (1843) hat sich das Verdienst erworben, das Sonnenspektrum zum erstenmal zu diesem Zweck verwendet zu haben; PFEFFER (1872), REINKE (1884), ENGELMANN (1884) und TIMIRIASEF (1885, 1903) u. a. bedienten sich später dieser Methode. Auch sie ist indes nicht immer ohne weiteres als eine exakte zu bezeichnen, denn einmal bringt es die Art der Herstellung des Spektrums mit sich, daß die stärker gebrochenen Lichtstrahlen viel weiter auseinandergelegt werden, so daß eine Fläche gleicher Größe schon aus dem Grunde in verschiedenen Spektralregionen ungleich wirksam sein muß; andrerseits ist vielfach auch zur Erhöhung der Lichtintensität die Spalte des Apparates so sehr erweitert worden, daß das Spektrum nicht mehr für rein gelten konnte. Der erste Fehler ließe sich durch Erzeugung von Normalspektren eines Gitters vermeiden; solche Versuche liegen bis vor, doch hat REINKE (1884) einen Apparat kon

ohne Gitterspektrum zu vergleichbaren Beobachtungen führt. Das Prinzip dieses „Spektrophors" (Fig. 31) ist folgendes:

Das durch eine Sammellinse O konvergent gemachte Licht des Heliostaten geht durch das Prisma P und wird dort zerlegt; das Spektrum fällt auf einen Schirm (SS_1). Durch zwei Bretter DD können dann beliebige Stücke aus dem Spektrum abgeblendet werden, der Rest desselben wird mit Hilfe einer Linse (S) zu einem objektiven Sonnenbild vereinigt, in das die untersuchte Pflanze kommt. Dieses Bild bleibt ein für allemal an der gleichen Stelle, gleichgültig wieviel und was vom Spektrum abgeblendet ist. Wenn nun bei SS_1 eine Skala angebracht wird, so kann man (durch Beobachtung der FRAUNHOFERschen Linien) an ihr die Wellenlänge markieren und hat es nun in der Hand, genau gleiche Spektralteile miteinander zu vergleichen, indem man z. B. in einem ersten Versuch Licht von der Wellenlänge λ = 700—640, im zweiten von 640—580, im dritten von 580—520 $\mu\mu$ verwendet[1]).

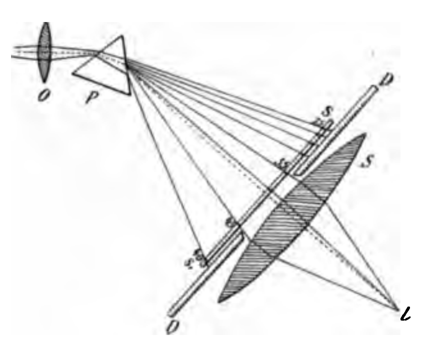


Fig. 31. Diagramm des Spektrophors. Nach REINKE, Bot. Ztg. 1884, Taf. 1, Fig. 2. O Projizierende Linse, P Prisma, S_1S Skala von $\lambda = 40$ bis $\lambda = 75$, D Diaphragma zum Abblenden der auszuschließenden Strahlen, S Sammellinse, L Stellung der Versuchspflanze.

Im einzelnen läßt dann die Verwendung des Spektrums noch mehrere Modifikationen zu: man kann im makroskopischen Spektrum mit der Gasblasenmethode arbeiten, oder eudiometrische Untersuchungen ausführen, oder die gebildete Stärke schätzen, man kann aber auch ein mikroskopisches Spektrum auf den Objektträger werfen und dort eine Alge mit der Bakterienmethode untersuchen. Unter Umständen, bei Gegenwart vieler Bakterien, gibt deren größere Ansammlung in bestimmten Spektralregionen schon einen Fingerzeig, wo die maximale Wirkung vorliegt; zu genaueren quantitativen Werten gelangt man, wenn ein und dasselbe Objekt nacheinander in verschiedenfarbigem Licht untersucht wird, und jedesmal durch Verkleinerung der Spalte des Spektralapparates die geringste Lichtintensität festgestellt wird, bei der eben noch Bewegung der Bakterien zu beobachten ist. Das wirksamste Licht wird natürlich bei der engsten Spalte noch zur Assimilation führen und umgekehrt.

Uebereinstimmung herrscht nun in Bezug auf folgende Punkte in allen Untersuchungen:

1. Für die Assimilation kommen im wesentlichen nur die Strahlen in Betracht, die auch unser Auge wahrnimmt, also Licht von der Wellenlänge 390—770 $\mu\mu$. Eine freilich schwache Wirkung des ultravioletten Lichtes wird nur von BONNIER und MANGIN (1886) angegeben.

---

[1]) Der Apparat ist später (Bot. Ztg. 1885) noch verbessert worden, doch sind mit dieser neuen Form keine Assimilationsversuche mehr ausgeführt

2. Der assimilatorische Effekt der verschiedenen Strahlen ist ungleich; aber nicht in der Art, daß bestimmte Wellenlängen ausschließlich wirksam, andere, daneben liegende, ganz unwirksam sind. Trägt man die Wellenlängen auf die Abszisse auf und errichtet der Assimilationsleistung entsprechende Ordinaten, so erhält man eine Kurve, die indes mit der von LANGLEY entworfenen Energiekurve des Sonnenlichtes durchaus nicht übereinstimmt.

3. Der Hauptgipfel dieser Kurve liegt in der schwächer brechbaren Hälfte des Spektrums.

Kontrovers sind dagegen die Fragen, 1. bei welcher Wellenlänge dieses Hauptmaximum liegt und 2. ob es außer ihm noch ein zweites Maximum im Bereiche der kurzwelligen Strahlen gibt. — Wir beginnen mit der zweiten Frage.

Bringt man Pflanzen unter doppelwandige Glasglocken, die mit Kaliumbichromat oder mit Kupferoxydammoniak gefüllt sind, die also „gelbes“ bezw. „blaues“ Licht durchlassen, so zeigt sich, daß sie im gelben Licht ungefähr ebenso stark assimilieren wie im weißen, dagegen im blauen nur sehr schwach. Exakter wird der Versuch, wenn man absorbierende Gläser ganz ausschaltet und den REINKEschen Spektrophor verwendet. Nachdem durch diesen das Licht spektral zerlegt ist, wird einmal die schwach brechbare Hälfte (bis zur D-Linie), dann die stark brechbare Hälfte jeweils durch eine Sammellinse konvergent gemacht. So kann man die Pflanze „rotem“ bezw. „blauem“ Licht aussetzen. Alle Autoren sind darüber einig, daß die rote Hälfte eine viel größere Wirkung hat als die blaue. Von TIMIRIASEFF (1903) wird ihr z. B. die doppelte assimilatorische Wirkung der blauen Hälfte zugeschrieben. Damit ist aber eine Tatsache von großer Wichtigkeit konstatiert. Es zeigt sich, daß bei der CO_2-Assimilation andere Lichtstrahlen die Hauptrolle spielen als bei der Zersetzung der Silbersalze. Wenn man also die dort wirksamen blauen, violetten etc. Strahlen schlechtweg als „chemisch wirksame“ Strahlen bezeichnet hatte, so war das eine falsche Verallgemeinerung.

Innerhalb der blauen Hälfte des Spektrums soll nun nach einigen Autoren (vor allem REINKE 1884) die Assimilationskurve kontinuierlich sinken, während sie nach ENGELMANN (1884) ein zweites Maximum in der Nähe der FRAUNHOFERschen Linie F erreicht (vgl.

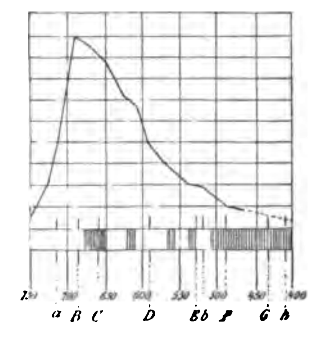


Fig. 32. Kurve der Gasblasenausscheidung, über dem Absorptionsspektrum lebender Blätter errichtet. Nach REINKE. Bot. Ztg. 1884, Taf. I, Fig. 6.

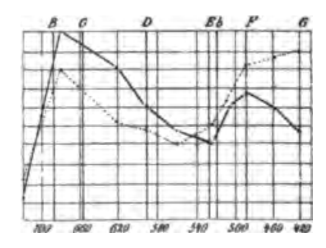


Fig. 33. Assimilation (ausgezogene Kurve) und Absorption (gestrichelte Kurve) grüner Zellen bei λ = 420—750. Nach ENGELMANN, Bot. Ztg. 1884, Taf. II, Fig. 1.

die Figg. 32 und 33). ENGELMANN hatte dieses zweite Maximum mit Hilfe der Bakterienmethode nachgewiesen; eine Nachprüfung durch PFEFFER (Phys. I, 334) mit der gleichen Methode ergab keine Bestätigung. Neuerdings hat sich auch KOHL (1906) mit dieser Frage beschäftigt; aus seinen Versuchen kann man wohl entnehmen, daß bei der F-Linie noch Assimilation stattfindet, nicht aber, daß hier ein zweites Maximum liegt. Aeltere Angaben desselben Autors (1897) scheinen uns noch weniger beweisend.

Ueber die Lage des Hauptmaximums in der roten Spektralhälfte ist viel gestritten worden: REINKE findet es zwischen den FRAUNHOFERschen Linien a und B ($\lambda = 720—685\ \mu\mu$), ENGELMANN und TIMIRIASEFF zwischen B und C ($\lambda = 685—655\ \mu\mu$), PFEFFER (1871) zwischen D und C ($\lambda = 655—590\ \mu\mu$). Man sollte nun glauben, diese Frage sei leicht zu entscheiden und auch von geringer Wichtigkeit. Was den ersten Punkt anlangt, so muß neben den Schwierigkeiten, auf die schon früher hingewiesen wurde (wie z. B. Herstellung eines genügend *reinen* Spektrums bei der nötigen Lichtintensität) noch auf einen Punkt aufmerksam gemacht werden, den schon ENGELMANN hervorhob und den PFEFFER (Physiologie I, § 60) neuerdings in den Vordergrund stellt. Das Chlorophyll besitzt für die verschiedenen Farben ein sehr ungleiches Absorptionsvermögen. Gerade in der Nähe des Assimilationsmaximums aber ist das starke Absorptionsband des Chlorophylls (Fig. 25) bei C ($\lambda = 661$). Wenn nun dieses stark absorbierte Licht auch die größte Assimilationswirkung haben sollte, dann könnte sich dieselbe doch nur an Objekten ganz geringer Dicke voll geltend machen. Verwenden wir ein gewöhnliches Laubblatt zum Versuch, so werden ja in diesem schon die obersten Chlorophyllschichten alles Licht von der Wellenlänge ca. 660 absorbieren und die darunter liegenden Teile des Blattes befinden sich in Dunkelheit. Strahlen aus der angrenzenden Spektralregion aber, z. B. solche von $\lambda = 630$, werden viel weniger absorbiert, dringen demnach tiefer in das Blatt und können demzufolge dann eventuell eine größere assimilatorische Gesamtwirkung erzielen als diejenigen, die durch Absorption rasch verschwinden. Von *theoretischem* Interesse ist nun natürlich in erster Linie nicht die *tatsächlich* bei dickeren Blättern zur Beobachtung kommende Assimilationskurve, sondern die sog. „*primäre* Kurve", die wohl nur ENGELMANN untersuchte. — Selbst bei ganz geringer Dicke der Chlorophyllschicht wird diese primäre Kurve verdeckt; das zeigt die folgende Zusammenstellung von Werten, die ENGELMANN auf der direkt beleuchteten Seite und auf der Rückseite einer nur 0,028 mm dicken Cladophorazelle erhielt:

FRAUNHOFERsche Linien	B—C	D	D½b	E—B	F	F½G
Assimilation Vorderseite	100,0	48,5	37,0	24,0	36,5	10,0
„ Rückseite	36,5	94,0	100,0	52,0	22,0	12,0

Aus diesen Zahlen geht sehr deutlich hervor, daß in dickeren Pflanzenteilen das Assimilationsmaximum in Regionen von kleinerer Wellenlänge rückt.

Wir kommen nun zu der zweiten Frage, weshalb man sich denn eigentlich so sehr für die genaue Feststellung der maximal wirkenden Wellenlänge interessiert. Das geschieht aus dem Grunde, weil man vielfach einen Zusammenhang zwischen Absorption und Assimilation annahm: die Maxima der Absorption, also die bekannten Absorptions-

bänder, sollten die Maxima der Assimilation sein. Nun werden wir zwar gleich zu zeigen haben, daß bei der Assimilation Licht absorbiert werden muß, aber daraus folgt doch noch lange nicht, daß dieses lokal vollkommen verschwindet. Auch zeigen ja zahllose Farbstoffe höchst charakteristische Absorptionsspektra, ohne daß deshalb dem an den Absorptionsbändern verschluckten Licht eine ganz besondere Funktion im Organismus zukäme. Es ist gut, bei der Gelegenheit an den Blutfarbstoff zu erinnern, der doch auch ein sehr auffallendes Spektrum hat, aber zweifellos nicht durch dieses für das Tier von Bedeutung ist. Ferner ist z. B. für das Jodsilber (vgl. OSTWALD, Allg. Chemie II, 1070) unmittelbar neben der Linie G ein ausgesprochenes Maximum der Lichtwirkung nachgewiesen, während an dieser Stelle die optische Absorption gerade ziemlich schwach ist. Den Hauptbeweis gegen eine Koinzidenz zwischen Absorption und Assimilation wird man indes aus den physiologischen Tatsachen selbst entnehmen müssen, und er scheint uns vor allem darin zu liegen, daß man immer nur ein Uebereinstimmen in der Lage des Assimilationsmaximums im Rot mit dem Absorptionsband bei B-C, allenfalls (ENGELMANN) auch noch eine solche im Blau nachzuweisen suchte, aber niemals eine Steigerung in der Nähe der anderen Absorptionsbänder des Chlorophylls feststellen konnte. Wir stellen eine Tabelle nach ENGELMANN (1884, S. 91) zusammen, aus der er den Zusammenhang zwischen Assimilation und Absorption folgert, während uns das Gegenteil aus ihr zu folgen scheint.

Wellenlänge ($\mu\mu$)	718	680	622	589	558	522	506	486	468	431
Assimilation	12,2	100,0	80,8	60,5	47,4	39,3	59,7	66,1	59,3	45,9
Absorption	23,7	81,2	52,6	47,5	40,2	51,0	63,2	83,4	86,3	90,7

Man beachte insbesondere die Region λ 622—522, wo die Assimilation vom Werte 80 gerade auf die Hälfte fällt, während die Absorption nur eine kleine Schwankung macht und bei 522 annähernd denselben Wert hat wie bei 622. Man vergleiche ferner λ 680, wo bei der Absorption 81,2 die Assimilation den Wert 100 erreicht mit λ 431, wo trotz stärkerer Absorption nur eine Assimilation von 45,9 notiert ist!

Wenn also Beziehungen zwischen Absorption und Assimilation vorkommen, so sind diese sehr komplizierter Art und durchaus noch zu erforschen. Eine erneute Aufnahme dieser Frage wird aber um so mehr am Platze sein, als andere, zum Teil biologische Betrachtungen sehr zu Gunsten einer Beziehung zwischen Absorption und Assimilation ins Feld geführt worden sind. So hat ENGELMANN (1884) interessante Angaben für die nichtgrünen Algen gemacht. Da das Wasser die langwelligen Strahlen rascher absorbiert als die blauen, so dominieren in tieferen Meeresschichten immer kurzwelligere Strahlen. Die Chromatophorenfarbe der Meeresalgen soll nun jeweils die Komplementärfarbe zu der herrschenden Farbe ihrer Umgebung sein und somit dieses Licht (das für sie optimal ist) absorbieren. Eine Bestätigung für diese Anschauung, die nach unserer Ansicht — wenigstens auf dem Gebiete der Assimilation selbst — durchaus nicht genügend fundiert ist, erblickt man in den interessanten Erfolgen GAIDUKOWS (1906), dem es gelang, bei einigen Algen eine Ver rung der Farbe, und zwar im Sinne der Komplementärfa Umgebung, experimentell zu erzielen (Chromatische Adapt Vorl. 24). — Neuerdings hat sich auch STAHL (1906) an

angeschlossen. Er macht darauf aufmerksam, daß in der Natur die Pflanze nicht nur von der direkten Sonnenstrahlung getroffen wird, wie bei Beleuchtung mit dem Heliostaten, der ja gewöhnlich bei Assimilationsversuchen Verwendung fand. Neben dieser kommt das quantitativ recht bedeutende Licht in Betracht, das durch die diffuse Reflexion in der Atmosphäre entsteht. Während aber im direkten Sonnenlicht die blauen und violetten Strahlen beim Durchgang durch die Atmosphäre absorbiert werden, gehen im diffus reflektierten Licht gerade die roten und gelben Strahlen verloren. Nach STAHL dient nun das eigentliche Chlorophyll der Absorption der roten Strahlen des direkten Lichtes, der beigemischte gelbe Farbstoff der Absorption der diffus reflektierten blauen Strahlen. Daß die grünen Strahlen ebensowenig wie die ultraroten absorbiert werden, erklärt STAHL damit, daß diese Strahlen im diffusen Licht in so geringer Menge vorhanden sind, daß die Pflanze auf ihre Ausnutzung verzichten kann, während sie im direkten Licht so stark sind, daß sie der Pflanze durch zu starke Temperatursteigerung schaden könnten, wenn sie absorbiert würden. Die starke Absorption erwärmender Strahlen wird also dadurch vermieden, daß die Pflanze nicht grau oder schwarz, sondern grün gefärbt ist. — Wir müssen abwarten, ob es gelingt, Beweise für diese Anschauung beizubringen. Vor allem schiene uns der Nachweis einer bemerkenswerten Assimilationstätigkeit der nur gelb, nicht grün gefärbten Chloroplasten im blauen Licht wichtig. Daß dieser Nachweis schon jetzt durch KOHL (1906) exakt geführt sei, können wir nicht anerkennen.

Es ist schon angedeutet worden, daß die Wirkung des Lichtes bei der Assimilation der CO_2 eine derartige ist, daß sie notwendigerweise mit einer *Absorption* verbunden sein *muß*. Dies läßt sich schon aus theoretischen Erwägungen entnehmen. Das Produkt der Assimilation, die Stärke oder der Zucker, haben eine nicht unbedeutende Verbrennungswärme, während die Kohlensäure, aus der sie entstanden sind, als Endprodukt der Verbrennung eine solche nicht besitzt. Die Energie, die demnach die Pflanze bei der Bildung organischer Substanz *gewinnt*, kann nur von der *Sonne* herrühren, und selbstverständlich muß das Licht, wenn es in die chemische Energie der Stärke verwandelt wird, als *Licht* verschwinden, es *muß* also eine Absorption von Licht im Chlorophyllkorn stattfinden. JUL. ROB. MAYER, der Entdecker des Gesetzes von der Erhaltung der Energie, war sich über diesen für das ganze organische Leben fundamental wichtigen Zusammenhang zwischen Pflanze und Licht vollkommen klar, wenn er schrieb (1845, S. 37—38): „Die Natur hat sich die Aufgabe gestellt, das der Erde zuströmende Licht im Fluge zu erhaschen und die beweglichste aller Kräfte, in starre Form umgewandelt, aufzuspeichern. Zur Erreichung dieses Zweckes hat sie die Erdkruste mit Organismen überzogen, welche lebend das Sonnenlicht in sich aufnehmen und unter Verwendung dieser Kraft eine fortlaufende Summe chemischer Differenzen erzeugen. Diese Organismen sind die *Pflanzen*. Die Pflanzenwelt bildet ein Reservoir, in welchem die flüchtigen Sonnenstrahlen fixiert und zur Nutznießung geschickt [illegible]gt werden."

[illegible]hnen Gedanken ROB. MAYERS haben sich auf das [illegible] tätigt, und wir müssen in dem *Prozeß der* CO_2- [illegible] *die Quelle des gesamten organischen*

Lebens auf unserer Erde erkennen, des Lebens, da: seine Betriebskraft von der Sonne bezieht. Nur di grüne Pflanze ist imstande, in dieser Weise das Sonnenlicht zı binden, alle nicht grünen Teile derselben sowie alle nicht grünei Organismen sind direkt oder indirekt von dieser ersten und wichtigstei Synthese organischer Substanz abhängig (vgl. Vorl. 15).

Bei dieser Bedeutung des Prozesses ist es daher zweifellos vo Interesse, zu untersuchen, in welchem Maße die grünen Zellen da Sonnenlicht auszunutzen verstehen, wieviel von der eingeführte Energie sie speichern, und wieviel davon ungenützt wieder au ihnen geht.

Man kann zunächst einmal auf theoretischem Weg zu einer aı genäherten Vorstellung über diese Größen kommen. Dazu ist di Kenntnis folgender Werte nötig: 1) die in der Zeiteinheit gebildet Menge von Kohlehydraten pro Blattflächeneinheit, 2) die Bildung wärme dieser Kohlehydrate, 3) die in der Zeiteinheit auf die Fläche einheit fallende Sonnenenergie. Der erste Wert ist, wie wir gesehe haben, mehrfach ermittelt worden, den zweiten setzt man der Ve brennungswärme gleich, der dritte ist von Physikern und auch neue dings von BROWN und ESCOMBE (1905) bestimmt worden. Die Autoren fanden für Helianthus, daß nur 0,66—0,72 Proz. des ei fallenden Lichtes für die Photosynthese verwendet werden. Aehnlich Zahlen ergaben frühere Ueberlegungen von PFEFFER (1871) und A MAYER (1897); sie sind weniger zuverlässig, weil für sie der We der einfallenden Sonnenenergie nicht wie bei BROWN im Moment d Assimilation bestimmt wurde.

Jedenfalls ist es also nur ein geringer Bruchteil der Sonne energie, der bei der Photosynthese ausgenützt wird. Außer de theoretischen Bestimmungen liegt auch ein Versuch vor, diesen We experimentell zu bestimmen. DETLEFFSEN (1888) beobachtete d Lichtabsorption in einem Blatte mit Hilfe des Thermo-Elements un brachte das Blatt abwechselnd in CO_2-haltige (10 Proz.!) und CO freie Luft. Im ersten Fall, also bei der Assimilation, wurde nun i der Tat mehr Licht absorbiert als ohne Assimilation, und zw einmal 0,9 Proz., ein zweites Mal 0,3 Proz. und im letzten Versuc 1,1 Proz. der auffallenden Lichtmenge. Es ist indes auf diese Zahle kein allzu großer Wert zu legen, — der Fehlerquellen sind mehre und recht bedeutende — aber es scheint uns in DETLEFFSENS Ve suchen ein interessanter Anfang gemacht zu sein, der mit guten Hilf mitteln fortgesetzt werden sollte. Es wäre ja doch sehr gut möglic daß bei stattfindender Assimilation doch nicht mehr Licht absorbie wird, als ohnedem, denn es könnte ja das zur Assimilation dienend Licht, wenn diese verhindert wird, ebenso in Wärme verwande werden, wie die übrige nicht unbeträchtliche Lichtmenge, die auc das tote Blatt und die Chlorophylllösung verschluckt. — In der T wird eine große Menge von Licht vom Blatt absorbiert und zu ander Arbeit als zur Photosynthese verwendet. Ein Sonnenblumenblatt lie in den Versuchen BROWNS bei hoher Temperatur (27° C) nur 19 Pro des auffallenden Lichtes durchgehen, absorbierte also 81 Proz.; vo diesen 81 Proz. aber wurden 80,3 Proz. zur Wasserverdampfung nur 0,7 Proz. zur Photosynthese verwertet. Da nun dieser zur spiration verwendete Teil der Sonnenenergie zweifellos fortg starken Schwankungen ausgesetzt sein muß (je nach der Te

und der Feuchtigkeit etc.), so dürfte es schwer fallen, aus irgendwelchen Beobachtungen über Veränderungen der durchgehenden Lichtmenge Schlüsse auf die für Photosynthese verwertete Lichtenergie zu machen.

Worin es begründet ist, daß nur bei Gegenwart des Chlorophyllfarbstoffes die Zerlegung der Kohlensäure möglich ist, das wissen wir nicht. Man hat aber mehrfach die Vermutung ausgesprochen, dieser Farbstoff wirke als Sensibilisator. Bekanntlich sind die Silbersalze nur für gewisse Wellenlängen empfindlich, rotes Licht wirkt z. B., wie dem Photographen bekannt, gar nicht auf sie ein. Durch Zusatz mancher Farbstoffe, die rotes Licht absorbieren (z. B. auch durch Chlorophyll, TIMIRIASEFF 1903), können aber die Silbersalze rotempfindlich werden. Es ist in diesem Falle jedoch die Wirkung der Farbstoffe noch keineswegs aufgeklärt, denn nicht alle Farbstoffe, die Rot absorbieren, wirken als Sensibilisatoren. Davon abgesehen bleibt aber zwischen diesen physikalischen Verhältnissen und den im Chlorophyllkorn gegebenen ein sehr großer Unterschied. Die Silbersalze sind von Natur lichtempfindlich, ihre Empfindlichkeit wird durch den Sensibilisator nur erweitert; die Chloroplasten aber sind ohne den Chlorophyllfarbstoff nicht imstande, CO_2 zu zerlegen, der Farbstoff kann somit auch nicht in diesem Sinn als „Sensibilisator" wirken. Wenn man aber bei der Bezeichnung „Sensibilisator" den Hauptnachdruck darauf legt, daß eine Uebertragung der Energie des absorbierten Lichtes auf eine andere Substanz erfolgt, dann kann man wohl das Chlorophyll zu den Sensibilisatoren rechnen (vgl. MOLISCH 1906).

Wenn die Bildung organischer Substanz notwendigerweise mit einer Energieeinfuhr verbunden sein muß, so frägt es sich doch, ob diese Energie immer gerade die der Sonne, speziell die Energie ihrer leuchtenden Strahlen sein muß. Es liegt nahe, anzunehmen, daß auch andere Energieformen, Wärme, Elektrizität und chemische Energie, im gleichen Sinne verwertet werden können, und in der Tat ist es sehr wahrscheinlich, daß einige Organismen organische aus anorganischer Substanz unter Verwendung von chemischer Energie aufbauen. Die Art und Weise, wie das geschieht, läßt es zweckmäßiger erscheinen, auf diese Vorkommnisse einer „Chemosynthese" — wie man diesen Vorgang im Gegensatz zu der besprochenen „Photosynthese" nennen kann (PFEFFER, Phys. I, S. 346) — bei anderer Gelegenheit zurückzukommen. Hier aber mögen, in Anbetracht der Wichtigkeit der „Photosynthese", noch einige Bemerkungen historischer Art Platz finden (vgl. SACHS 1875; PFEFFER, Phys. 1. 289; BROWN 1899; WIESNER 1905).

Die Grundlagen der Kohlenstoffassimilation sind durch eine Reihe von Arbeiten in der kurzen Zeit des letzten Drittels des 18. Jahrhunderts gewonnen worden. PRIESTLEY wußte, daß die Luft durch die Atmung der Tiere, durch Fäulnis und Verbrennung verschlechtert wird, und er suchte systematisch nach dem Korrektiv dieses Prozesses in der Natur. Im Jahre 1771 konnte er konstatieren, daß der Pflanzenwelt diese Aufgabe zufällt. Er war es, der 1778 aus teilweise in Wasser untergetauchten Pflanzenteilen Gasblasen austen sah, die mehr Sauerstoff enthielten als die gewöhnliche Luft. Gläsern, die er zu diesen Versuchen benutzt hatte, entwickelten ngerem Stehen grüne Massen, die gleichfalls am Licht

Sauerstoff ausschieden; da aber PRIESTLEY dieselben nicht als Algen erkannte, so glaubte er hier einen rein chemischen Vorgang zu sehen, der ebenfalls zu Sauerstoffbildung führe. — Die Notwendigkeit des Sonnenlichtes bei der „Verbesserung der Luft“ scheint PRIESTLEY nicht vollkommen klar erkannt zu haben, auf diese wies erst INGENHOUSS hin, der gleichzeitig feststellte, daß nur die grünen Teile der Pflanze diese Fähigkeit haben. Er zeigte ferner, daß die Kohlensäure der Luft sowohl die Quelle des ausgeschiedenen Sauerstoffs wie der organischen Pflanzensubstanz ist, und daß der Humus keinen Nährwert für die Pflanze hat. Er hatte außerdem eine völlig korrekte Vorstellung von der Verbreitung der Atmung. Somit muß er als der Begründer der Ernährungslehre betrachtet werden; die von ihm festgestellten Tatsachen bilden noch heute die Grundsteine dieser Wissenschaft. INGENHOUSS wie PRIESTLEY standen beide auf dem Boden der Phlogistonlehre; der erste, der sich auf den durch LAVOISIER begründeten Standpunkt der modernen Chemie stellte, ist SENEBIER, dessen Darlegungen uns dementsprechend heute viel moderner berühren als die seiner Vorgänger. Einen wesentlichen Fortschritt brachten aber seine Studien nicht (WIESNER 1905). Einen solchen verdanken wir erst TH. DE SAUSSURE (1804), der durch seine exakten quantitativen Versuche der ganzen Lehre den soliden Unterbau gab, dessen sie noch bedurfte. In der Folge gerieten dann die richtigen Ansichten in Vergessenheit, man schrieb dem „Humus“ wieder eine Bedeutung für die Ernährung der grünen Pflanze zu, bis durch LIEBIGS Scharfsinn und BOUSSINGAULTS experimentelle Arbeit die SAUSSUREschen Resultate allgemeine Anerkennung fanden und nun zum Grundstein der Pflanzenphysiologie geworden sind. Ueber das erste Produkt der C-Assimilation sprachen sich die älteren Forscher meist nicht näher aus; später betrachtete man die Kohlehydrate i. a. als solches, bis dann SACHS die Stärke als „erstes sichtbares Assimilationsprodukt“ ansprach. Die weitere Entwicklung in neuerer Zeit ist schon besprochen, es ist auch schon hervorgehoben worden, daß die Chloroplasten nicht nur aus CO_2 Stärke bilden können, sondern auch aus gelösten Kohlehydraten; auf solche sind dann natürlich alle nicht grünen Teile der höheren Pflanzen und die große Menge von Pilzen etc., die aus Mangel an Chlorophyll keine CO_2-Assimilation haben können, durchaus angewiesen. Zur näheren Betrachtung dieser heterotrophen Organe und Organismen wenden wir uns erst später.

Vorlesung 11.

Assimilation des Stickstoffes bei der autotrophen Pflanze.

Durch Umwandlung der im Chlorophyllkorn entstandenen Kohlehydrate geht eine große Anzahl wichtiger Pflanzenstoffe hervor, z. B. die Zellwandstoffe, die Fette und viele organische Säuren. Sie alle

bestehen nur aus den Elementen C, H und O. Außerdem gibt es zahlreiche andere Pflanzenstoffe, die noch ein viertes Element, den Stickstoff enthalten, und diese bilden zwar nirgends die Hauptmasse der Trockensubstanz, aber sie fehlen nie in ihr (s. Vorl. 1, S. 8). Die Form, in der der Stickstoff verwertet werden kann, ist nun bei verschiedenen Typen des Pflanzenreiches eine verschiedene, und wir wollen uns zunächst auf den Stickstoffbedarf der grünen Pflanze beschränken, um von ihrer Nahrungsaufnahme ein abgeschlossenes Bild zu bekommen. Freilich sind wir über die Assimilation des Stickstoffes nicht entfernt so genau orientiert wie über die des Kohlenstoffs, und das ist sehr bedauerlich; denn man kann den Stickstoff ein noch wichtigeres Nährmaterial der Pflanze als den Kohlenstoff nennen, insofern als die lebende Substanz, das Protoplasma, stets stickstoffhaltig ist, während die nur aus C, O und H bestehenden Körper nicht zu den Trägern des Lebens gehören.

Wir kehren zur Wasser- oder Sandkultur zurück, die uns bezüglich des Bedarfes der Pflanze an Aschensubstanz so klare Resultate ergeben hat. In den Nährlösungen tritt ja, wie wir sahen, eine ganz erhebliche Vermehrung des Trockengewichtes ein (S. 93), sie müssen also alle für das Gedeihen der Pflanzen nötigen Stoffe enthalten. Stickstoff ist der Nahrlösung in Gestalt eines Nitrates, $Ca(NO_3)_2$ oder KNO_3, zugesetzt. Es frägt sich nun zunächst, ob ein solcher Zusatz überhaupt nötig ist, ob nicht der ungeheure Vorrat von freiem Stickstoff, der $^4/_5$ der Atmosphäre ausmacht, von der Pflanze verwertet werden kann. Die Antwort auf diese Frage lautet unbedingt: nein. Obwohl wir in der unorganischen Natur Vorgänge kennen, die den freien N in Bindung bringen, obwohl wir ferner bestimmte Pflanzen, z. B. die Leguminosen, kennen (Vorl. 18), die den freien Stickstoff auszunützen verstehen, so müssen wir doch der gewöhnlichen grünen Pflanze dieses Vermögen durchaus absprechen.

Die grundlegenden Feststellungen auf diesem Gebiete verdanken wir Boussingault (1860/61), der freilich die besonderen Fähigkeiten der Leguminosen nicht erkannte, obwohl er auch mit ihnen viele Versuche anstellte. Indem wir bezüglich dieser auf die spezielle Behandlung in Vorl. 18 verweisen, beschränken wir uns hier durchaus auf „Nicht-Leguminosen" und nehmen als Beispiel etwa Helianthus argophyllus. Mit dieser Pflanze führte Boussingault (1860) drei Versuchsreihen durch: in der ersten entwickelten sich die Pflanzen in reinem Sand ohne alle Mineralzutaten und insbesondere unter Ausschluß von gebundenem Stickstoff; in der zweiten Serie erhielt derselbe Sandboden Aschensubstanzen und Kalisalpeter; in der dritten Aschensubstanz und statt des Kalisalpeters Kaliumkarbonat. Das Ergebnis der Versuche ist in nachfolgender Tabelle zusammengefaßt:

	Trockensubstanz; (Same = 1 gesetzt)	Gebildete organische Substanz (g)	Gewinn an C in 86 Tagen (g)	Gewinn an N in 86 Tagen (g)
I (Sand)	3,6	0,285	0,114	0,0023
II (Sand, Asche, Nitrat)	198,3	21,111	8,444	0,1666
III (Sand, Asche, Karbonat)	4,6	0,391	0,156	0,0027

Man ersieht aus diesen Zahlen, daß es in den Serien I und III in der Tat gelungen war, den Stickstoff fast ganz auszuschließen; der geringe N-Gewinn dürfte auf die Absorption gasförmigen

Ammoniaks aus der Luft zurückzuführen sein. Hand in Hand mit dem Ausschluß des gebundenen Stickstoffes geht nun die geringe Zunahme an Kohlenstoff sowie organischer Substanz und Trockengewicht überhaupt. Bemerkenswert ist aber, daß doch immer noch eine Vermehrung des Trockengewichtes eintreten konnte, und daß diese größer ausfiel bei Düngung mit den Aschensubstanzen als in reinem Sandboden. Es reicht also der Stickstoffgehalt der Samen zu einer weiteren Entwicklung, als sie der geringe Vorrat an Aschensubstanzen erlaubt.



Fig. 34. Helianthus argophyllus. *1* mit Salpeterzusatz, *2* ohne solchen. (Gleiche Verkleinerung.) Nach BOUSSINGAULT, 1860, Taf. 2.

Besser als durch die angeführten Zahlen gewinnt man durch die Abbildungen BOUSSINGAULTS eine Anschauung von der ungleichen Entwicklung der verschieden behandelten Pflanzen. Wir reproduzieren deshalb bei gleicher Verkleinerung in Fig. 34, *1* eine Pflanze aus der Serie II, und unsere Fig. 34, *2* kann ebensogut ein Exemplar aus der Serie I wie III versinnlichen, denn im Aussehen dieser beiden ist kaum ein Unterschied zu bemerken. Zu den Abbildungen kann vielleicht noch hinzugefügt werden, daß die Normalpflanzen eine Höhe von 64—74 cm erreichten und eine stattliche Infloreszenz ausbildeten, während die ohne Stickstoff erwachsenen nur 11—14 cm groß wurden und ein Blütenköpfchen von zwerghaften Dimensionen aufwiesen.

Der Versuch zeigt mit größter Klarheit, daß der atmosphärische Stickstoff, das Stickstoffgas, von Helianthus nicht ausgenutzt werden kann. Er zeigt ferner, daß Kalisalpeter offenbar eine ausreichende Stickstoffnahrung darstellt, denn das Trockengewicht in Serie II ist ungefähr 60mal so groß als in I. Dieser Erfolg in der Trockengewichtssteigerung ist sehr auffallend, wenn man hört, wie wenig KNO_3 die Pflanzen erhalten haben. Der Topf mit $1\frac{1}{2}$ Kilo Sand erhielt im Laufe von 3 Monaten allmählich 1,4 g Kalisalpeter und diese haben zur normalen Entwicklung von 2 Pflanzen völlig ausgereicht. — Viele Hunderte von Kulturen in Wasser und Sand haben seither bestätigt, daß die Salpetersäure für die große Mehrzahl der Phanerogamen eine gute Stickstoffquelle bildet. Auch ist es im Prinzip gleichgültig, an welche Base sie gebunden ist: doch wird man beim Versuch im allgemeinen lieber solche Basen nehmen, die ohnedies nötig sind, wird also dem Kalium- oder Calciumnitrat den Vorzug vor dem billigeren Na-Salz geben.

Nachdem durch BOUSSINGAULT der Nachweis erbracht war, daß die grüne Pflanze mit Salpetersäure vortrefflich gedeiht, war die ältere, besonders von LIEBIG (1840) vertretene Anschauung, wonach das Ammoniak die Hauptquelle des pflanzlichen Stickstoffes sei,

widerlegt. Man ging aber weiter und stellte die Behauptung auf, daß Ammoniak ein sehr viel schlechteres N-Material sei als die Salpetersäure und glaubte, die früheren Angaben über eine günstige Wirkung des Ammoniaks beruhten samt und sonders darauf, daß das verwendete Ammoniak im Boden durch die Mikroorganismen (Vorl. 17) in Salpetersäure übergeführt worden sei. Es scheint aber, als ob diese auf die LIEBIGsche Ammoniaktheorie folgende Reaktion weit über das Ziel hinausgeschossen habe. Neuere Versuche (PITSCH 1887—96, MAZÉ 1900, GERLACH und VOGEL 1905, SOAVE 1906) haben gezeigt, daß in vielen Fällen dem Ammoniak ungefähr der gleiche, bei gewissen Pflanzen sogar ein größerer Nährwert zukommt, wie der Salpetersäure. Ganz allgemein wird eine günstigere Wirkung von Ammoniak von TREBOUX (1904) behauptet, der indes die Belege für seine Ansicht noch nicht mitgeteilt hat. Wenn man mit Ammoniak schlechte Erfahrungen gemacht hat, so dürfte dies vielfach daher rühren, daß stärkere Konzentrationen der Ammoniaksalze von den Wurzeln schlecht ertragen werden. Namentlich vom kohlensauren Ammoniak sind solche Giftwirkungen, die mit seiner alkalischen Reaktion zusammenhängen, bekannt geworden; dagegen scheint $^1/_2$ Proz. Ammonsulfat durchaus keine schädliche Wirkung zu haben.

In dritter Linie wären noch die Nitrite zu nennen, von denen MOLISCH (1887) gezeigt hat, daß sie in schwächeren Konzentrationen reichlich aufgenommen und in der Pflanze reduziert werden, während sie in stärkerer Dosis stark toxisch sind. Nach TREBOUX (1904) soll indes die Giftwirkung in alkalischer Lösung ganz fehlen, und dann sollen die Nitrite sogar bessere Nährstoffe sein als die Nitrate. Bestätigung bleibt abzuwarten.

Endlich wäre noch der Huminsubstanzen zu gedenken, die stets reichlich Stickstoff enthalten, und die in der Natur so verbreitet sind; daß ihr Stickstoffgehalt wenigstens zum Teil von den höheren Pflanzen ausgenützt werden kann, ist nicht unwahrscheinlich, jedoch nicht exakt nachgewiesen (NIKITINSKI 1902).

Sehen wir uns nun nach den Stickstoffquellen der Pflanze in der Natur um. Mineralien, Stoffe rein anorganischen Ursprungs, die gebundenen Stickstoff enthalten, sind jedenfalls sehr selten[1]). Das Vorkommen von Natronsalpeter scheint mit dieser Behauptung in Widerspruch zu stehen, allein es ist kaum zweifelhaft, daß der Natronsalpeter in der Natur auf Reste von Organismen zurückzuführen ist. Aller Wahrscheinlichkeit nach ist die Gesamtmenge von gebundenem Stickstoff, die zurzeit auf unserem Planeten vorhanden ist, durch Bindung von gasförmigem Stickstoff entstanden. Auch heute noch finden Prozesse statt, die auf eine Bindung gasförmigen Stickstoffes hinarbeiten, aber auch der umgekehrte Vorgang, die Entstehung gasförmigen Stickstoffes aus gebundenem, fehlt nicht. Jede Stickstoffbindung bedeutet nun für die typische grüne Pflanze den Gewinn eines Nährstoffes aus einer Substanz ohne Nährwert, und jede Bildung von gasförmigem Stickstoff aus Stickstoffverbindungen ist ein Nährstoffverlust für sie. Darum sind diese beiden Prozesse in der Natur, die wir kurz als „S[illegible]ffgewinn" und „Stickstoffverlust" bezeichnen kö[illegible]ößter Bedeutung für unsere heutige

1) ERDMANN 1906 ([illegible] 29, 1710) hat in ganz reinen nordischen Urgesteinen gebundenen [illegible] sehr geringer Menge gefunden (0,028 Proz. und [illegible]

Frage, und wir müssen sie etwas näher ins Auge fassen; vielfach freilich werden wir nur auf später genauer zu besprechende Erscheinungen kurz hinweisen können.

Ein Stickstoffgewinn kann unter verschiedenen Umständen eintreten. Wenn wir von den nur im Laboratorium erzielbaren Bedingungen hier ganz absehen, so bleiben zwei Prozesse der Stickstoffbindung übrig; von diesen ist der eine, weil Organismen dabei die Hauptrolle spielen, später (Vorl. 18) ausführlich zu besprechen, und nur der andere kann an dieser Stelle erwähnt werden. Es ist die Oxydation des Stickstoffes zu Salpetersäure und salpetriger Säure, die sich unter dem Einfluß elektrischer Entladungen vollzieht, und die demgemäß auch in der Atmosphäre, besonders bei Gewittern, stattfinden muß. In der Tat bringt denn auch Regen, Nebel und Schnee nachweisbare und sogar wägbare Mengen dieser Stickstoffsäuren gelöst auf die Erde, wie das in eingehendster Weise wieder BOUSSINGAULT (1861, 325) gezeigt hat. Das Maximum, das er gefunden hat, beträgt 6 mg Salpetersäure im Liter Regen; meist aber sind in diesem Volumen nur 3, 2, 1 mg oder noch weniger Salpetersäure enthalten. Man kann nicht sagen, daß eine sehr auffallende Beziehung zwischen der Häufigkeit der Gewitter und der Menge der Salpetersäure im Regenwasser bestehe; auch in der gewitterlosen Zeit ist noch immer relativ reichlich gebundener N im Regen nachzuweisen. Das hängt vielleicht damit zusammen, daß schwächere elektrische Entladungen, die in der Luft nie fehlen dürften, schon zur Bindung von Stickstoff genügen, vielleicht aber auch damit, daß ein Teil der in der Atmosphäre vorhandenen Salpetersäure vom Erdboden stammt, von dem sie in Form von Staub weggegangen ist. In den Tropen ist aber der Gehalt des Regens an gebundenem Stickstoff eventuell sehr viel größer als bei uns; MUNTZ und MARCANO (1889) fanden in Caracas bis zu 16 mg Salpetersäure pro Liter.

Im ganzen gelangt also jedenfalls immer nur wenig frisch gebundener Stickstoff auf die Erde, nach AD. MAYER (Agrik.-Chem. 1, 205) im Jahr auf den Hektar noch nicht einmal 1 kg (in den Tropen aber eventuell 6 kg), während die Pflanzenwelt, die auf einer solchen Fläche wächst, im Durchschnitt nach BOUSSINGAULT etwa 50 kg Stickstoff pro Jahr zu ihrem Aufbau gebraucht. So ist ein dauerndes Gedeihen der Pflanze in der Natur nur dadurch möglich, daß der Stickstoff aus den absterbenden Organismen wieder in den Boden gelangt und von einer neuen Generation ausgenutzt wird. Die stickstoffhaltige Substanz toter Tiere und Pflanzen wird durch Mikroorganismen verändert und wenigstens zum Teil in Ammoniak übergeführt (Vorl. 16), der Rest findet sich in den schwerlöslichen Huminsubstanzen. Für Ammoniak hat aber der Boden ein lebhaftes Absorptionsvermögen, und so wird wenigstens ein Teil des bei der Verwesung entstehenden NH_3 in der Erde fixiert. Wiederum durch Mikroorganismen erfolgt dann im Erdboden eine Ueberführung des Ammoniaks in salpetrige und Salpetersäure (Nitrifikation, Vorl. 17).

Die Stickstoffverluste in der Natur können zunächst einmal lokal sein. Das bei der Verwesung entstehende Ammoniak wird — soweit es überhaupt unverändert bleibt — nur zum Teil absorbiert; eine gewisse, nicht ganz geringe Menge geht auch in gasförmiger Gestalt in die Luft über, wo es an salpetrige und Salpetersäure oder auch an Kohlensäure gebunden nachzuweisen ist. Dieses Ammoniak

kehrt mit den atmosphärischen Niederschlägen zur Erde zurück. Nach A. MAYER (Agrik.-Chem., 1, 205) entfällt durchschnittlich auf den Hektar im Jahr ca. 2 Kilo Stickstoff in Form von Ammoniak, das zusammen mit dem vorhin erwähnten einen Kilo in Salpeter- und salpetriger Säure vom Regen gebracht wird. Das verdunstende Ammoniak geht also im ganzen für die Pflanzenwelt nicht verloren, wohl aber kann es von einem bestimmten Ort weggetragen werden und einem anderen zukommen; es kann auch eventuell den Landpflanzen ganz entzogen werden, wenn es mit dem Regen ins Meer gelangt. Aehnlich verhält es sich mit der Salpetersäure; wenn diese bei der Nitrifikation von Ammoniak im Boden entsteht, so kommt sie den Pflanzen an der betreffenden Stelle nur dann zu gute, wenn sie sofort von den Wurzeln aufgenommen wird. Da eine Absorption im Erdboden nicht möglich ist, so wird alle nicht sofort von der Wurzel aufgenommene Salpetersäure durch den Regen ausgewaschen und in die Flüsse oder endlich in das Meer verschleppt. Ungleich wichtiger als die besprochenen Erscheinungen, die sich bei genauer Betrachtung nur als Wanderungen und Wandlungen, nicht als Verluste des gebundenen Stickstoffes herausstellen, ist die Entstehung gasförmigen Stickstoffes. Eine solche findet bei der Entwicklung der höheren Pflanze nirgends statt (CASTORO 1904), wie denn überhaupt die grüne Pflanze in ganz anderer Weise sparsam mit dem aufgenommenen Stickstoff wirtschaftet als das Tier; dagegen ist eine Entbindung von N bei manchen Zersetzungen (Vorl. 16) und auch bei gewissen Verbrennungen konstatiert. Wenn es nun gar keine Organismen gäbe, die freien Stickstoff zu nützen verständen, so wären diese Verluste unwiederbringliche. Tatsächlich sind aber solche Organismen bekannt, und ihre Tätigkeit ist offenbar von fundamentalster Wichtigkeit für den Kreislauf des Stickstoffes.

Wir kommen auf diese Lebewesen später (Vorl. 18) zurück — zur Zeit wäre uns ein volles Verständnis ihrer Wirksamkeit doch noch nicht möglich. An dieser Stelle wollen wir nur hervorheben, daß wir trotz der mancherlei Kenntnisse, die uns die letzten Jahre über diesen Prozeß der N-Bindung gebracht haben, dennoch über die quantitative Seite desselben keine Vorstellung haben, so daß es völlig unmöglich ist, zu sagen, ob die stickstoffbindenden oder die stickstoffentbindenden Vorgänge auf der Erde dominieren, oder ob beide etwa im Gleichgewicht stehen. Wenn man bedenkt, daß ursprünglich auf der Erde gar kein gebundener Stickstoff vorhanden war, so möchte man geneigt sein, anzunehmen, daß die Menge desselben auch heute noch im Steigen begriffen sei, und daß dementsprechend gegenwärtig mehr Organismen existieren können als vor Jahrtausenden.

Nach der Art des Vorkommens von gebundenem Stickstoff in der Natur liegen dreierlei Möglichkeiten für die grüne Pflanze vor, ihn aufzunehmen:

1. Sie kann sich aus dem Boden das absorbierte Ammoniak oder die Salpetersäure durch die Wurzel verschaffen.

2. Sie kann aus der Luft das gasförmige Ammoniak durch die Blätter entnehmen.

3. Sie kann aus der Luft ebenfalls durch die Blätter Regenwasser und die in ihm gelösten Stickstoffverbindungen aufnehmen.

Von diesen Möglichkeiten kommt aber im wesentlichen nur die erste in Betracht. Die Aufnahmefähigkeit der Blätter für gas-

förmiges Ammoniak ist zwar erwiesen (SCHLÖSSING 1874); da dasselb aber in der Luft nur in so ganz geringen Spuren vorkommt, so ha diese Fähigkeit der Blätter keine weitere praktische Bedeutung. Be Gegenwart größerer Düngermassen kann die Menge des NH_3 in de Luft freilich beträchtlich zunehmen, und es ist wohl möglich, daß e dann die Entwicklung mancher Pflanzen günstig beeinflußt (KERNE 1887). Eine Begünstigung kann aber, das darf man nicht vergesser nur innerhalb enger Grenzen stattfinden, denn bei höherer Konzentratio wirkt das Ammoniak bald sehr schädigend. — Die Aufnahme von ir Regen gelöstem gebundenem Stickstoff durch die Blätter kan nicht bezweifelt werden, doch ist auch seine Menge eine so gering daß tatsächlich die gewöhnliche Landpflanze durchaus auf eine Au nahme aus dem Boden angewiesen ist.

Wir haben also jetzt den Stickstoffgehalt der Böden zu unter suchen und haben dabei zunächst die unkultivierten Böden in Auge zu fassen. — Ueber ihren Gehalt an Ammoniak liegt ein große Literatur vor, auf deren Diskussion wir hier nicht eingehe können. Es mag genügen, einige Resultate A. BAUMANNS (1887) hie mitzuteilen.

In 1 kg trockener Erde		mg Ammoniakstickstoff
Lehmboden aus Granit	(Fichtelgebirge)	22,27
Verwitterter Gneiß	„	11,05
„ Porphyr	(Rheinpfalz)	17,71
„ Kohlensandstein		4,43
„ Basalt	(Rheinpfalz)	23,37
Humusfreier Löß	(München)	6,58
Sandboden	(Schrobenhausen)	2,23
Moorboden	(München)	1,60

Es verhalten sich also die verschiedenen — unbearbeitete und ungedüngten — Böden bezüglich ihres Ammoniakgehaltes ur gleich: der Basalt- und Lehmboden enthält am meisten, Sand- un Moorboden am wenigsten. Uebrigens nimmt die Menge des Ammoniak rasch ab, wenn man in die Tiefe des Bodens geht.

Bei Untersuchung von unkultivierten Böden auf Salpetersäur fand derselbe Autor meist nur so geringe Spuren, daß sie nicl quantitativ ermittelt werden konnten.

Im ganzen trifft also die Pflanze in der Natur stets nur seh wenig gebundenen Stickstoff im Boden an, und ihr Gedeihen daselb ist nur zu verstehen bei Berücksichtigung der früher besprochene Eigenschaften des Wurzelsystems, das vor allem durch die Beherrschun einer großen Bodenmasse die Aufnahme eines spärlich vorkommende Stoffes ermöglicht; freilich werden wir kaum fehlgehen, wenn wi annehmen, daß der Stickstoff sich sehr häufig „im Minimum" befinde daß daher von seiner Menge hauptsächlich die Menge der Pflanzei produktion in der Natur abhängt.

Das immerwährende Gedeihen von Pflanzen auf natürlichen Böde zeigt jedenfalls an, daß sie sich andauernd den nötigen Stickstoff ar zueignen verstehen. Anders steht die Sache mit den Kulturpflanzei Aus den gleichen Gründen, wie sie bei Besprechung der Ascher substanzen auseinandergesetzt wurden, treibt die Landwirtschaft no wendigerweise auch in Beziehung auf den Stickstoff Raubbau. Den wenn auf dem Hektar im Jahr 50 kg Stickstoff in der Ernte gewonne und zum guten Teil auch vom Acker weggeführt werden, so mu bei einem gleichzeitigen jährlichen Gewinn von nicht ganz 3 k

Stickstoff notwendigerweise eine rapide Verarmung an gebundenem Stickstoff eintreten, die nur durch Düngung hintangehalten werden kann. — Ein Teil des vom Acker weggeführten Stickstoffes findet sich in den Exkrementen des Viehes wieder, und so erklärt sich die günstige Wirkung der auch in der primitivsten Form der Landwirtschaft üblichen Düngung mit Mist. Allein der Stickstoffgehalt des Mistes reicht bei weitem nicht aus, um die Verluste zu decken. Es wird ja ein Teil des geernteten Stickstoffes direkt mit der Ernte oder indirekt mit dem Vieh verkauft, und der Rest, der im Miste enthalten ist, wird im großen und ganzen in Ammoniak übergeführt, kann also als solches durch Verdunstung, oder nach der Nitrifikation durch Auswaschung weiter verringert werden; dazu kann noch die Bildung freien Stickstoffes in dem Misthaufen als weitere Quelle von Verlusten hinzukommen. Somit ist für jede rationelle Landwirtschaft künstlicher Stickstoffdünger unentbehrlich. Als solcher empfiehlt sich vor allen Dingen, da der Kalisalpeter zu teuer ist, der in den ungeheueren Lagern Perus gewonnene Natronsalpeter (Chilisalpeter), der schon seit den 30er Jahren des 19. Jahrhunderts in England zu dem Zweck in Aufnahme kam und heute noch in großartigen Massen verbraucht wird. Neben dem Chilisalpeter muß noch das schwefelsaure Ammoniak genannt werden, das als Nebenprodukt der Gasfabrikation in den Handel kommt und im allgemeinen fast ebenso günstige Wirkung zeigt, wie der Chilisalpeter. Von größter Wichtigkeit sind ferner für die Landwirtschaft diejenigen Pflanzen, die den Stickstoff der Luft binden; von ihnen soll in Vorl. 18 gesprochen werden. Hier aber muß erwähnt werden, daß es neuerdings der Technik gelungen ist, den Stickstoff der Luft im großen in Bindung überzuführen. Das Produkt, der sog. Kalkstickstoff (Calciumcyanamid, $CaCN_2$), wird als Ersatz für andere N-Düngemittel in den Boden gebracht, wo es durch Mikroorganismen zersetzt wird; das auftretende Ammoniak steht den höheren Pflanzen zur Verfügung (Gerlach 1904, Löhnis 1905, Frank 1905).

Nachdem wir jetzt die Verbindungen des Stickstoffes kennen, die in der Pflanze verarbeitet werden können, auch wissen, daß sie ganz vorzugsweise durch die Wurzel aufgenommen werden, wenden wir uns weiter zu der Frage, wo und wie sie assimiliert werden. Damit betreten wir ein Gebiet, auf dem noch sehr viel unklar ist. Als Endprodukt der Stickstoffassimilation sind jedenfalls die Eiweißkörper zu betrachten. Diese Klasse von chemischen Verbindungen wird bekanntlich mit Recht für besonders wichtig gehalten, und deshalb dürfte es am Platze sein, hier einige Worte über sie einzufügen. Leider sind bei dem Fortschritt, den die Eiweißchemie in den letzten Jahren durch die Bemühungen der physiologischen Chemiker (vgl. die früher [S. 6] genannten Lehrbücher der physiologischen Chemie und die zusammenfassenden Darstellungen von Cohnheim 1900, Kossel 1901, Hofmeister 1902) gemacht hat, die pflanzlichen Eiweiße viel weniger berücksichtigt worden als die tierischen. So kommt es, daß wir von sehr wichtigen Eiweißen des Tierreiches nicht einmal wissen, ob sie auch im Pflanzenreich vorkommen, und über etwaige Besonderheiten der Pflanzeneiweiße sind wir erst recht wenig orientiert. Dementsprechend müssen also die folgenden Bemerkungen, denen wir namentlich die Arbeit Cohnheims zu grunde legen, recht lückenhaft ausfallen.

Die Eiweiße oder Proteinsubstanzen sind nicht wie die Kohle hydrate oder die Fette durch einige Formeln leicht zu charakteri sieren. Es gehen in ihren Aufbau meist 5 Elemente ein: H, O, N, C, S dazu kann noch P kommen. Das Mengenverhältnis dieser Element wechselt sehr und mit Angaben über den prozentischen Anteil de einzelnen ist sehr wenig gewonnen. Gemeinsam sind aber den Protein substanzen gewisse physikalische Eigenschaften, chemische Reaktione und vor allen Dingen ähnliche Abbauprodukte; daraus darf ma schließen, daß es sich um eine natürliche Klasse von Verbindunge handelt und nicht etwa um das Ueberbleibsel der organischen Chemi das in anderen, besser studierten Gruppen nicht untergebrach werden kann.

In physikalischer Hinsicht ist vor allen Dingen der kolloidal Zustand der Eiweißkörper hervorzuheben. Zweifellos wegen der be sonderen Größe ihres Moleküls sind die Eiweißkörper i. a. nich imstande, durch tierische Häute oder durch Pergament zu diffun dieren. Ihre Lösungen haben die Eigentümlichkeit, nicht sehr hal bar zu sein; schon durch geringfügige Ursachen wird das Eiweiß au gefällt, und sehr häufig ist mit dieser Koagulation eine starke Ve änderung verbunden; die Ausfällung ist zwar quellbar, aber ih abermalige Lösung ist ohne tiefgreifende chemische Veränderun nicht mehr möglich. Solche Fällungen werden erzielt: durch Alkoho durch Siedehitze, durch starke Mineralsäuren, sowie durch die so Alkaloidreagentien (Phosphorwolframsäure, Gerbsäure etc.). Dagege kann man durch Aussalzen (besonders mit Ammoniumsulfat) die E weißkörper in eine feste, manchmal sogar in die kristallinische For überführen, ohne sie chemisch zu verändern; das ausgesalzene Eiwe bleibt also löslich.

Als Reagentien für Eiweißkörper können einmal die eben ge nannten fällenden Mittel verwendet werden, andererseits gibt es ge wisse Farbenreaktionen, von denen einige der wichtigsten angefüh werden müssen:

1. Durch Natronlauge und einige Tropfen einer schwachen Kupfe sulfatlösung entsteht eine blauviolette bis rote Färbung (Biuret reaktion).

2. Erwärmen mit starker Salpetersäure gibt Gelbfärbung (Xantho proteinreaktion).

3. Kochen mit einer Lösung von salpetersaurem Quecksilberoxy die etwas salpetrige Säure enthält, gibt eine rosa bis schwarzrot Färbung (Millons Reaktion).

4. Zusatz von alkoholischer α-Naphthollösung und von kon zentrierter Schwefelsäure gibt eine violette Färbung (Molischs Reaktion

5. Beim Kochen mit Natronlauge und einem Bleisalz entsteh ein schwarzer Niederschlag (Schwefelbleireaktion).

Die angeführten Reaktionen kommen, abgesehen von der Biure probe, nicht durch das Eiweißmolekül im ganzen zustande, sonder durch einzelne Bestandteile desselben, und es weist z. B. di Millonsche Reaktion auf einen anderen Eiweißbestandteil hin als di Schwefelbleireaktion, diese auf einen anderen als die Molischsch Man unterscheidet nämlich im Eiweißmolekül eine Anzahl von „Kernen“ und man hat diese durch Studium der Eiweißspaltung nähe kennen gelernt. Besonders hat die hydrolytische Spaltung wer volle Resultate ergeben, weil sie offenbar keine tiefgreifende Ve

änderung der Spaltungsprodukte veranlaßt. Eine hydrolytische Spaltung kann sowohl durch siedende Mineralsäuren als auch durch Enzyme (Proteasen; vgl. Vorl. 12 u. 13) herbeigeführt werden; die Produkte sind ähnliche, und wir halten uns hier hauptsächlich an die Enzymwirkung. Das Eiweiß wird durch die proteolytischen Enzyme zuerst in kleinere Moleküle übergeführt, die noch manche Eiweißeigenschaften besitzen; es entstehen zunächst die *Albumosen*, die nicht mehr koagulierbar, aber noch durch Aussalzen fällbar sind; aus ihnen bilden sich dann die *Peptone*, denen schon die Aussalzbarkeit abgeht, die aber noch die *Biuretprobe* geben. Alle weiteren Spaltungsprodukte zeigen dann keine Biuretreaktion, sind also auch kein Eiweiß mehr; Albumosen und Peptone kann man noch zum Eiweiß rechnen, obwohl manche Peptone keinen Schwefel mehr enthalten. Bei weiterer Zerspaltung der Peptone entstehen neben Kohlehydraten, Ammoniak und Humusstoffen vor allem Aminosäuren, von denen schon viele rein dargestellt, in ihrer Konstitution klargelegt und auch synthetisch gewonnen worden sind. Wir geben folgende Uebersicht nach ABDERHALDEN, Phys. Chem., S. 160:

I. *Fettreihe.*
   1. *Monaminosäuren*: Glykokoll, Alanin, Aminoisovaleriansäure, Leucin, Isoleucin. — Serin. — Asparaginsäure, Glutaminsäure.
   2. *Diaminosäuren*: Lysin, Arginin.
   3. *Schwefelhaltige Aminosäuren*: Cystein, Cystin.

II. *Aromatische Reihe.*
   Phenylalanin, Tyrosin.

III. *Heterozyklische Verbindungen.*
   Pyrrolidinkarbonsäure (Prolin), Tryptophan, Oxyprolin.

Nachdem wir diese Uebersicht gewonnen haben, können wir nachtragen, daß von den oben genannten Eiweißreaktionen die Xanthoprotein- und die MILLONsche Reaktion auf den Tyrosinkern, die MOLISCHsche Reaktion auf Kohlehydrate, die Schwefelbleireaktion auf den schwefelhaltigen Kern hinweist; nur die Biuretreaktion kommt dem ganzen Eiweißmolekül zu.

Aller Wahrscheinlichkeit nach entstehen diese Aminosäuren bei der hydrolytischen Spaltung ohne tiefgreifende Veränderung des Eiweißmoleküls. Mit anderen Worten, das Eiweiß besteht im wesentlichen aus einer großen Anzahl von gekoppelten Aminosäuren. Der erste Schritt zur Proteinsynthese ist denn auch dadurch geschehen (E. FISCHER 1906), daß es gelang, durch Verbindung zweier bis vieler Aminosäuren die sog. Polypeptide zu erhalten, d. h. Stoffe, die den Peptonen schon ganz nahe stehen.

Es wird Aufgabe der Zukunft sein, die Eiweißkörper nach ihrer Zusammensetzung aus verschiedenen Aminosäuren einzuteilen. Einstweilen müssen wir uns noch mit einer provisorischen Einteilung auf Grund der Löslichkeit, Fällbarkeit etc. zufrieden geben. Für unsere Zwecke wird die folgende Zusammenstellung genügen:

I. *Echte Eiweißkörper.*
   1. *Albumin*[illegible]d in reinem Wasser löslich und konnten vielfach kr[illegible]rden.
   2. *Globuli*[illegible] Wasser unlöslich. Löslich in ver-

dünnten neutralen Salzlösungen; aus diesen durch Entfernen der Salze unverändert fällbar.
3. Nukleoalbumine. Durch Phosphorgehalt ausgezeichnet.

II. Proteide. Verbindungen des Eiweißes mit anderen Körpern also noch komplizierter als die echten Eiweiße.
1. Nukleoproteide. (Verbindungen von Eiweiß und „Nuklein"; besonders im Zellkern.)
2. Hämoglobine. (Verbindungen von Eiweiß und Hämatin ein Spaltungsprodukt des Hämatins ist das Hämatoporphyrin das S. 123 erwähnt wurde.)

Soweit bekannt, gehören die in der Pflanze auftretenden echten Eiweißkörper vorzugsweise zu den Globulinen und Nukleoalbuminen Albumine sind jedenfalls selten. Mit der schweren Löslichkeit des pflanzlichen Eiweißes, auf die WINTERSTEIN (1901) aufmerksam gemacht hat, dürfte es wohl zusammenhängen, daß manchmal Eiweiß in der Pflanze ganz vermißt worden ist, z. B. bei Vaucheria (REINKE 1883); wir vermuten, daß eine Extraktion mit Barytlösung, 20-proz Salzsäure etc., wie sie WINTERSTEIN anwandte, auch in solchen Fällen zur Auffindung von Eiweiß führen dürfte.

Doch kehren wir jetzt wieder zurück zu unserer Hauptfrage, wo und wie werden Salpetersäure und Ammoniak in der grünen Pflanze assimiliert?

Daß die Salpetersäure leicht durch die Wurzel aus dem Boden aufgenommen werden kann, darüber besteht kein Zweifel. Die Impermeabilität des Protoplasmas für Nitrate, die sich in der Verwendung des KNO_3 zur Plasmolyse ausdrückt, ist jedenfalls nur eine relative, und sie besteht nicht bei so verdünnten Lösungen wie sie im Boden geboten sind. Vielfach kann man mit Hilfe des Diphenylamins die Aufnahme und Wanderung der Nitrate in der Pflanze verfolgen, da aber manche Nebenumstände diese Reaktion verhindern, so kann man aus negativen Ergebnissen keine Schlüsse ziehen. — In manchen Pflanzen verschwindet nun die aufgenommene Salpetersäure rasch, weil sie offenbar schnell verarbeitet wird; in anderen wird sie zunächst gespeichert und erst später — etwa bei der Fruchtbildung — verbraucht. Von Kulturpflanzen sind als salpeterspeichernde zu nennen: Tabak, Rübe, Sonnenblume Kartoffel und Weizen. In den beiden letzteren macht der Salpeter 1,5 bis 2,8 Proz. der Trockensubstanz aus. Noch mehr Salpeter findet sich bei Amarantus (15 Proz.), und an diesen schließen sich eine ganze Reihe von Schuttpflanzen, wie Chenopodium, Urtica u. a. an. Das Maximum von Nitrat pflegt dabei in der Wurzel vorzukommen, weniger im Stengel und Blatt, gar keines im Samen. Diese Pflanzen enthalten aber, wie FRANK (1888) gezeigt hat, nur dann Salpeter, wenn sie ihn durch die Wurzeln aufnehmen; wenn sie in N-freier oder ammoniakhaltiger Nährlösung gezogen werden, fehlt ihnen das Nitrat vollkommen. Daraus geht also mit Sicherheit hervor, daß das Nitrat nicht, wie BERTHELOT und ANDRÉ (1884) glaubten, in der Pflanze gebildet wird, sondern daß es von außen aufgenommen und bis zum Verbrauche gespeichert wird.

Auf die Frage, wo und unter welchen Umständen die Verarbeitung der aufgenommenen Salpetersäure, also in letzter Linie die Bildung von Eiweiß erfolge, läßt sich zur Zeit keine sichere

Antwort geben, doch neigt man wohl allgemein zu der Ansicht, daß alle Pflanzenzellen dazu befähigt seien. Eine Zeitlang glaubte man nämlich, daß die Eiweißbildung nur in den Chloroplasten und nur am Licht erfolge (SCHIMPER 1888, 1890). Diese Ansicht läßt sich aber jetzt nicht mehr halten, nachdem von verschiedenen Forschern die Verarbeitung der Nitrate in chlorophyllfreien Zellen im Dunkeln völlig außer Zweifel gestellt ist (ZALESKI 1900, SUZUKI 1898, GODLEWSKI 1903). Es hat sich freilich ergeben (GODLEWSKI 1903), daß die Menge des gebildeten Eiweißes am Licht eine beträchtlich höhere ist als im Dunkeln, und deshalb wird zweifellos dem Laubblatt in der Natur eine besondere Rolle bei der Eiweißbildung zukommen. Dabei ist noch zu erwähnen, daß die günstige Wirkung des Lichtes auf die Eiweißbildung nach GODLEWSKI eine direkte ist und nicht etwa bloß durch die gleichzeitig eintretende CO_2-Assimilation bedingt wird; trotzdem ist nicht zu bezweifeln, daß die Produkte der CO_2-Assimilation bei der Eiweißbildung notwendig sind. Im Dunkeln erfolgt diese nur bei sehr reichlicher Zufuhr von Zucker.

Nicht besser als über den Ort der Verarbeitung der Nitrate sind wir darüber orientiert, wo das Ammoniak assimiliert wird. Eine Anhäufung, wie sie vielfach bei den Nitraten gefunden wurde, kommt beim Ammoniak nicht vor; es wird vielmehr anscheinend überall schnell weiter verwertet. Eine rasche Verarbeitung dürfte aber schon wegen der Giftigkeit der Ammoniaksalze wichtig sein. Wo sie erfolgt und ob Licht dabei notwendig oder nützlich ist, wissen wir nicht sicher (LAURENT et MARCHAL 1904; HANSTEEN 1899).

Was nun den chemischen Vorgang der Eiweißbildung betrifft, so wird man in Ermangelung jeglicher positiver Anhaltspunkte sich mit Vermutungen behelfen müssen. Und da besteht die größte Wahrscheinlichkeit für die Annahme, daß der Eiweißaufbau im wesentlichen eine Umkehrung der hydrolytischen Spaltung sei. Demnach müssen also zuerst Aminosäuren entstehen, aus diesen dann auf dem Wege über die Polypeptide, Peptone und Albumosen das Protein. Es besteht die Möglichkeit, daß das Ammoniak oder die Salpetersäure sofort bei der CO_2-Zerlegung mit dem Kohlenstoff zusammentritt. Dann könnte vielleicht aus Salpetersäure und Formaldehyd die Blausäure als erstes N-haltiges Assimilationsprodukt auftreten, wie das TREUB (1895, 1905) in eingehender Weise zu begründen versucht hat. Es könnten aber auch fertige Kohlehydrate bezw. deren Derivate den Stickstoff als Ammoniak aufnehmen und so Aminosäuren formieren. Es sei daran erinnert, daß Glykokoll, die einfachste Aminosäure, durch ERLENMEYER jun. (1902) aus der Glyoxylsäure dargestellt worden ist. — Wie man sich die Glyzerose ($C_3H_6O_3$) als Ausgangspunkt der Aminosäuren vorstellen kann, ist bei ABDERHALDEN (Phys. Chem., S. 330) entwickelt; ebenda ist auch gezeigt, wie aus Glykose über Glykosamin Aminosäuren entstehen könnten. In allen Fällen muß die Salpetersäure erst reduziert werden, und diese Reduktion vollzieht sich in der Pflanze offenbar häufig und ohne jede Schwierigkeit.

Es liegt nahe, dem Licht eine reduzierende Wirkung zuzuschreiben, zumal ja bei der Kohlensäureassimilation eine solche mit Sicherheit besteht. Da aber die Verarbeitung der Nitrate auch im Dunkeln erfolgt, und da andrerseits auch bei der Assimilation des Ammoniaks Licht vielleicht nützlich ist, so kann die Lichtwirkung

nicht auf die Reduktion der Salpetersäure beschränkt sein, und sie muß auch durch andere Energiequellen ersetzt werden können. In erster Linie wird man da an die chemische Energie denken, die bei der Oxydation der Kohlehydrate frei wird, von der wir in Vorl. 15 zu sprechen haben. Wenn das zutrifft, dann sind also die Kohlehydrate nicht nur insofern für die Eiweißbildung nötig, als sie stofflich an der Konstitution des Proteins teilnehmen, sondern auch noch indirekt dadurch, daß sie die zu dessen Aufbau benötigte Energie liefern. Während die CO_2-Assimilation der grünen Pflanze auf der Sonnenenergie beruht, kann die Stickstoffassimilation durch chemische Energie, die in der Pflanze selbst gewonnen wird, betrieben werden. Die CO_2-Assimilation ist ein photosynthetischer Prozeß, die N-Assimilation kann chemosynthetisch verlaufen.

Wenn wir die Aminosäuren als erste Stufe der Proteinsynthese betrachten, so erwächst uns die Aufgabe, zu untersuchen, ob sie in nennenswerter Weise in der Pflanze auftreten. In der Tat finden sie sich überall, wo man sie sucht, aber es fehlt leider immer an einem sicheren Kriterium dafür, ob sie Produkte der Eiweißsynthese oder der Eiweißzerspaltung sind. Daß die letztere stets in der Pflanze stattfindet, werden wir noch erfahren. Besonders oft ist nun das Asparagin in Pflanzen gefunden worden, und unter gewissen Bedingungen häuft es sich sehr beträchtlich an. Es ist keine der bei der Eiweißhydrolyse auftretenden Substanzen, doch steht es mit der hierbei nie fehlenden Asparaginsäure in naher Beziehung; es ist ein Amid derselben. Es fragt sich nun, ob die Pflanze, wenn wir ihr künstlich Aminosäuren, Amide derselben oder andere verwandte Stoffe darbieten, aus diesen Eiweiß formieren kann, und unter welchen Umständen das geschieht.

Schon in älteren Versuchen (Lit. bei PFEFFER, Phys. 1, 397) wurde statt Nitrat oder Ammonsalz den Pflanzen in Wasserkultur Harnstoff, Glykokoll, Asparagin, Leucin, Tyrosin, Guanin, Kreatin, Hippursäure, Harnsäure geboten, und aus der eintretenden erheblichen Vermehrung der Trockensubstanz konnte man auf Eiweißbildung schließen. Es steht aber fest, daß der Uebergang zum Eiweiß nicht immer direkt, sondern manchmal erst nach vorhergehender Spaltung stattfindet. Ganz sicher ist das z. B. für die Hippursäure; sie wird in Benzoesäure und Glykokoll gespalten und nur das Glykokoll wird weiter verwendet. Alle diese Stoffe werden aber auch leicht durch die Wirkung von Mikroorganismen in Ammoniak verwandelt. Wenn nun auch mehrfach hervorgehoben wurde, daß in bestimmten Versuchen eine Ammoniakbildung nicht nachgewiesen werden konnte, so beweist das doch noch lange nicht, daß sie auch nicht stattfand. Es können ja die Ammoniakmengen, in dem Maße als sie auftraten, sofort von den Pflanzen absorbiert worden sein. An eine systematische Ausschließung der Mikroorganismen hat man indes erst in neuerer Zeit gedacht (BAESSLER 1887 und besonders LUTZ 1899, 1905). Es besteht denn auch kein Zweifel, daß viele Aminosäuren und andere organische, N-haltige Stoffe den Stickstoffbedarf der grünen Pflanze decken können. Daß aber die Eiweißbildung mit diesen Stoffen besonders leicht sich vollzieht, wie man erwarten sollte, trifft durchaus nicht zu. Das wird gewiß oft an Nebenumständen, wie z. B. an einer schlechten Durchdringbarkeit des Protoplasmas für diese Substanzen liegen. — Neuerdings suchte

LEFÈVRE (1906) zu zeigen, daß grüne Pflanzen am Licht aus einem Gemisch von Aminosäuren ihre Trockensubstanz selbst dann vermehren, wenn ihnen keine Kohlensäure zur Verfügung steht. Aller Wahrscheinlichkeit nach ist dieses Resultat aber nur dadurch möglich, daß aus den Aminosäuren in der Pflanze erst Kohlensäure abgespalten wurde, aus der dann am Licht Kohlehydrate formiert werden konnten. Im allgemeinen scheinen nämlich Kohlehydrate zur Eiweißbildung aus Aminosäuren nötig zu sein; doch müssen wir es dahingestellt sein lassen, ob sie als Kraft- oder als Stoffquelle dienen. Nach HANSTEEN (1898) sind für verschiedene Stickstoffquellen organischer Natur auch verschiedene Kohlehydrate zum Aufbau von Eiweiß im Dunkeln nötig, so soll für Asparagin nur Glykose, nicht aber Rohrzucker geeignet sein. Daraus könnte man auf die Einverleibung dieser Zucker in das Eiweißmolekül schließen. Die mikrochemische Methode, deren sich HANSTEEN bedient hat, ist indes so unsicher, daß wir auf seine Resultate keinen Wert legen können (vgl. REINHARD und SUSCHKOFF 1905). Auch hat MALINIAK (1900) Eiweißbildung aus Asparagin ebenso gut mit Glykose als mit Rohrzucker im Dunkeln von statten gehen sehen; die Ergebnisse dieser Untersuchung sind zwar auf dem Wege quantitativer Analyse erhalten, aber sie sind trotzdem nicht ganz überzeugend. So wissen wir also auch für die Verarbeitung der Aminosäuren nicht, welche Rolle das Licht und die Kohlehydrate spielen. — In einer Reihe von Arbeiten konnte neuerdings durch ZALESKI (1901), IWANOFF (1901 a) auf dem exakten Wege der chemischen Analyse gezeigt werden, daß in ruhenden und austreibenden Zwiebeln, Knollen und Wurzeln ohne Stickstoffaufnahme von außen, also ohne Stickstoffzunahme, auch im Dunkeln eine Eiweißbildung stattfindet. Aehnliches dürfte für Samen gelten (ZALESKI 1905). Woraus diese Eiweißkörper entstehen, ist nicht ganz sichergestellt, aller Wahrscheinlichkeit nach aber entstammen sie den Aminosäuren.

Aus dem Gesagten ist zu entnehmen, wie wenig solid noch unsere Kenntnisse auf diesem Gebiete sind, wie notwendig hier noch eine „klassische" Arbeit ist. Auf Grund der jetzt vorliegenden Literatur läßt sich kein abgeschlossenes einheitliches Bild der Stickstoffassimilation entwerfen, das ist schon hervorgehoben worden. Eine eingehende Aufdeckung der zahlreichen Widersprüche in der jetzigen Literatur kann aber hier nicht beabsichtigt werden; wir verweisen auf die zusammenfassende Darstellung von MONTEMARTINI (1905) und SCHULZE (1906).

Wie der Kohlenstoff und Stickstoff, so werden auch die notwendigen Aschensubstanzen in der Pflanze „assimiliert"; wenigstens müssen wir für die Mehrzahl derselben einen Uebergang in organische Bindung für wahrscheinlich halten. Da wir aber vielfach noch ganz im unklaren darüber sind, welche organische Substanzen die einzelnen Aschenelemente notwendig bei ihrer Assimilation brauchen, so kann an eine Behandlung der Assimilation der Mehrzahl der Aschensubstanzen zur Zeit gar nicht gedacht werden, und wir wollen nur kurz unsere Kenntnisse über die Assimilation des Schwefels und des Phosphors hier zusammenfassen. Diese müssen hier behandelt werden, weil der Schwefel allen, der Phosphor gewissen Proteinsubstanzen zukommt.

Die Quelle des Eiweißschwefels bilden die von der Wurzel auf-

genommenen Sulfate und nur diese. Sie müssen, das steht fest, bei der Eiweißbildung reduziert werden; aber wo und unter welchen Bedingungen diese Reduktion erfolgt, das wissen wir nicht. Eine Schwierigkeit, die sich schon beim Studium der Stickstoffassimilation geltend macht, tritt uns bei der Untersuchung der Schwefelassimilation in erhöhtem Maße entgegen: die Hälfte des Eiweißes besteht aus Kohlenstoff, 15—19 Proz. kommen auf den Stickstoff, aber nur 0,4 bis etwa 2 Proz. auf den Schwefel. Wenn wir mit HOFMEISTER (vgl. COHNHEIM 1900) dem Serumalbumin die Formel

$$C_{450}H_{720}N_{116}S_6O_{140}$$

zuschreiben und die Annahme machen, ähnliche Eiweißkörper entständen auch in der Pflanze, so könnte erst auf 75 Moleküle C ein Molekül S assimiliert werden. Der Verbrauch an Sulfaten bei der Eiweißbildung muß also notwendigerweise ein sehr geringer sein. SCHIMPER (1890) möchte auch die Assimilation der Schwefelsäure im Chlorophyll unter Mitwirkung der Sonne vor sich gehen lassen; seine Annahme ist aber keineswegs begründet, es dürften im wesentlichen die gleichen Verhältnisse herrschen wie in Bezug auf die Assimilation der Salpetersäure. — Auch der Phosphor gehört mit in das Molekül gewisser Eiweißkörper; er ist nur als Phosphat brauchbar und es wird, wie es scheint, das Molekül der Phosphorsäure ohne wesentliche Aenderung, jedenfalls ohne Reduktion, dem Eiweißmolekül einverleibt. Nach POSTERNAK (1900) soll die P-Assimilation im Laubblatt in der Weise vor sich gehen, daß Formaldehyd direkt mit Phosphorsäure zusammentritt. Die so entstehende Oxymethylphosphorsäure (H_3PO_4—CH_2O) hat POSTERNAK tatsächlich in Pflanzen aufgefunden, doch ist es noch fraglich, ob sie ein erstes Assimilationsprodukt vorstellt (vgl. IWANOFF 1901 b). Nach neueren Angaben IWANOFFS (1904) kann man nur sagen, daß die Assimilation des P offenbar auch im Dunkeln stattfindet, vielleicht aber nur in jungen Zellen möglich ist. Uebrigens soll nach BALICKA (1906) ein Teil der aufgenommenen Phosphorsäure, ohne in organische Bindung überzugehen, verwendet werden. Neben den phosphorhaltigen Eiweißkörpern, den Nukleoalbuminen und Nukleoproteinen, findet sich übrigens die Phosphorsäure noch in den S-freien Lecithinen, deren weite Verbreitung im Pflanzenreich konstatiert ist (SCHULZE 1894), und die nach STOKLASA (1898) ebenfalls im chlorophyllhaltigen Blatt entstehen sollen. Auch der Schwefel ist nicht auf das Eiweiß beschränkt, er findet auch zum Aufbau anderer Substanzen von beschränktem Vorkommen, z. B. dem Senföl C_3H_5NCS der Cruciferen, dem Schwefelallyl C_3H_5S der Alliumarten, Verwendung, und ebenso wird der Stickstoff nicht nur zur Bildung von Eiweiß und dessen Vorstadien, sondern auch sonst gebraucht, z. B. für die weitverbreiteten Alkaloide und gewisse Glykoside. (Man vgl. CZAPEKS Biochemie.)

Als Resultat der letzten Vorlesungen können wir folgende Sätze aufstellen:

Die grünen Pflanzen benutzen als Kohlenstoffquelle ausschließlich die Kohlensäure der Luft, und sie verarbeiten dieselbe im Chlorophyll unter dem Einfluß des Sonnenlichtes zu Kohlehydraten, von denen die Stärke als ein besonders auffallendes Produkt hervorgehoben werden muß; als Stickstoffquelle dient ihnen in erster Linie die Salpetersäure, aus welcher unter Mitwirkung der Kohlehydrate vor

allem die Eiweißkörper gebildet werden. Soviel wir wissen, sind die meisten Zellen zur Eiweißsynthese befähigt, zu deren Ausführung auch kein Sonnenlicht nötig ist; es ist aber wahrscheinlich, daß ein sehr großer Teil der Eiweißstoffe tatsächlich in den Blättern gebildet wird. Durch ihre Fähigkeit, Kohlensäure und Salpetersäure zu assimilieren, stellt sich nun aber die grüne Pflanze in einen Gegensatz zum höheren Tier, das weder Kohlehydrate noch Eiweiß aus so einfachen Verbindungen zu bilden vermag. Es wäre aber total verkehrt, zu glauben, mit dieser Tatsache sei ein fundamentaler Gegensatz zwischen Tier und Pflanze konstatiert, und deshalb soll schon hier hervorgehoben werden, daß es Pflanzen gibt, die andere Ansprüche machen, z. B. solche, die nicht imstande sind, Eiweiß aus Nitraten zu bilden, oder solche, die präformierte Kohlehydrate bedürfen; andrerseits ist es wahrscheinlich, daß ein genaueres Studium niederer Tiere zu dem Resultat führen wird, daß auch in der Tierwelt Typen existieren, die in ihrer Ernährung sich mehr oder weniger an die grüne Pflanze anschließen.

Vorlesung 12.

Die Verwendung der Assimilate I.

Lösung der Reservestoffe im Samen. — Enzyme.

Nicht jede Zelle einer höheren Pflanze entwickelt Chlorophyll; schon in den Blattstielen und den meisten Stengeln tritt dieses an Masse gegenüber dem farblosen Protoplasma sehr zurück; in den unterirdischen Teilen, Wurzeln, Rhizomen etc. fehlt es ganz, und in den Blättern selbst tritt es auch erst im Laufe ihrer Entwicklung auf. Chlorophyllfreie Zellen sind aber, wie wir gesehen haben, durchaus nicht imstande, Kohlehydrate aus Kohlensäure zu bilden; sie müssen sie also aus grünen Zellen beziehen. Somit ergibt sich als notwendige Folgerung der Schluß: die Assimilate des Laubblattes müssen aus diesem auswandern, um anderwärts Verwendung zu finden. Das gilt zunächst freilich nur für die Kohlehydrate, denn mit Hilfe von diesen können ja — aller Wahrscheinlichkeit nach — in chlorophyllfreien Zellen auch im Dunkeln Eiweißstoffe gebildet werden; wenn diese aber tatsächlich im Laubblatt schon in großer Menge entstehen, so werden sie sich vermutlich ebenfalls an der Wanderung beteiligen. In der Tat läßt sich eine Auswanderung von Stoffen, namentlich von Kohlehydraten, aus dem Laubblatt leicht nachweisen. Wir werden in der nächsten Vorlesung sehen, daß oft im Laufe einer einzigen Nacht ein zuvor mit Stärke erfülltes Blatt stärkeleer wird; der Umstand, daß am *abgeschnittenen* Blatt die Stärke nicht verschwindet, zeigt, daß es sich bei der Entleerung des *normalen* Blattes um eine wirkliche *Ableitung* durch den Blattstiel in den Stamm, nicht um eine *Verarbeitung* im Blatt selbst handelt.

Die Stärke ist aber ein fester, gänzlich unlöslicher Körper, der

demnach weder aktiv noch passiv Wanderungen von Zelle zu Zelle ausführen kann. Wenn „Stärke wandert“, so ist das nur möglich, nachdem sie zuvor chemisch verändert, in ein lösliches Kohlehydrat verwandelt worden ist. Auch Eiweiß wird wohl allgemein mehr oder weniger abgebaut, und erst die so entstandenen, leichter diffusibelen Stoffe wandern. So zieht dann ein Strom verschiedener organischer Stoffe aus dem Laubblatt zu den nicht mit C-Assimilation begabten Teilen der Pflanze hin. — Sehen wir zu, welche Verwendung diese Substanzen finden, so können wir mehrere Funktionen derselben aufdecken, von denen für uns folgende die wichtigsten sind:

1. Die Laubblattassimilate fungieren als Baustoffe; sie wandern dahin, wo die Pflanze ihren Körper weiter baut, also zu den Vegetationspunkten des Stammes und der Wurzel, sowie zum Cambium. Dort beteiligen sie sich am Aufbau neuer Zellen.

2. Die Laubblattassimilate fungieren als Reservestoffe; d. h. sie werden am Entstehungsort oder — nach Auswanderung — an einer anderen Stelle der Pflanze eine Zeitlang magaziniert, um dann erst später, etwa zum Aufbau oder zu anderen Zwecken, Verwendung zu finden.

3. Die Laubblattassimilate werden oxydiert und werden dadurch wieder in einfache anorganische Stoffe umgewandelt, wie sie dem Laubblatt zur Bildung der organischen Substanz zur Verfügung standen. Eine solche rückschreitende Metamorphose ist zum Betrieb der Lebensprozesse in der Pflanze unentbehrlich; die Stoffe, die ihr zum Opfer fallen, wollen wir als „Betriebsstoffe“ bezeichnen.

4. Da die Stoffmetamorphosen gewöhnlich von Stoffwanderungen begleitet werden, so kann man schließlich auch noch von Wanderstoffen reden. Es ist aber darauf hinzuweisen, daß diese Einteilung nach der Funktion in der Pflanze durchaus keine Rücksicht auf die chemische Beschaffenheit der Stoffe nimmt. Die vier verschiedenen Formen können chemisch different sein, sie müssen es aber nicht sein, und die Glukose z. B. findet sich ebensowohl als primäres Assimilat wie auch als Wanderstoff, Baustoff, Reservestoff und Betriebsstoff.

Es schiene nun wohl am natürlichsten, wenn wir die nähere Betrachtung der Wanderung und Wandlung der Assimilate mit der Entleerung des Blattes beginnen wollten. Aus mehreren Gründen empfiehlt es sich aber, statt dessen mit den Reservestoffen anzufangen, die ja nach dem Gesagten im wesentlichen wieder die Assimilate sind, aber auf „sekundärer Lagerstätte“ sich befinden. In den „Reservestoffbehältern“ pflegen die Reservestoffe in so großen Mengen deponiert zu sein, daß sich, ohne daß Neubildung von Assimilaten am Licht nötig wäre, auf ihre Kosten Pflanzen im Dunkeln oft recht weit entwickeln können. Die Laubblätter enthalten dagegen viel weniger Stoffe, sind bald entleert und leiden auch bei längerem Aufenthalt im Dunkeln. Deshalb sind denn auch die wichtigsten hier zu besprechenden Untersuchungen an Reservestoffbehältern, vor allen Dingen an Samen, ausgeführt worden. Wenn wir die bei ihnen obwaltenden Verhältnisse kennen gelernt haben, sind auch die Stoffwandlungen in den Laubblättern leicht verständlich.

Der wichtigste Teil in jedem Samen ist der Keimling. Er besteht aus einem kleinen, oft sogar mikroskopisch kleinen Pflänzchen, das meistens ein oder zwei relativ weit ausgebildete Blätter, die

Kotyledonen, besitzt, alle anderen Teile aber in noch embryonalem Zustande aufweist. Man unterscheidet zwischen den Kotyledonen die sog. Plumula, d. h. den Vegetationspunkt des Stammes, der von einigen jugendlichen Blättern umgeben sein kann, und am anderen Ende den Wurzelvegetationspunkt, die Radicula. Der ganze Keimling wird gewöhnlich von einem besonderen Gewebe, dem Endosperm, umgeben, das dann seinerseits von der Samenschale umschlossen wird. So wie der Same von der Mutterpflanze sich loslöst, ist er zu einer Weiterentwicklung absolut nicht befähigt, denn er ist in einem Zustand der Trockenheit, die jedes Wachstum unmöglich macht. Neben gewissen anderen äußeren Bedingungen, z. B. Wärme und Sauerstoff, bedarf also der Same zunächst einmal des Wassers; wenn ihm das geboten wird, so fängt der Keimling an, sich zu entwickeln. Gewöhnlich sprengt die Wurzel die Samenschale, gelangt so zuerst ins Freie und bohrt sich in die Erde ein; später folgt ihr dann das Stämmchen und entfaltet über dem Boden die Blätter. Erst wenn diese sich am Licht befinden und ergrünt sind, ist die Pflanze selbständig und kann sich von eigenen Assimilaten ernähren; ihre ganze Entwicklung aber bis zu diesem Stadium ist überhaupt nur möglich, wenn dem Keimling Reservestoffe von der Mutterpflanze mitgegeben werden. Gewöhnlich gestatten aber die Reservestoffe eine noch viel weiter gehende Entwicklung, und man kann namentlich aus großen Samen (z. B. Bohne) im Dunkeln Pflanzen von recht beträchtlichen Dimensionen erzielen, die also ganz auf Kosten der Reservestoffe entstanden sind. Diese finden sich manchmal im Keimling selbst abgelagert, und besonders die relativ umfangreichen Keimblätter sind ihre Lagerungsstätte. Außerdem aber dient das Endosperm, also eine außerhalb des Keimlings gelegene Zellmasse, zur Deponierung von Reservestoffen. Auf Fragen von rein morphologischem Interesse gehen wir hier nicht ein, können also z. B. den Unterschied zwischen Endosperm und Perisperm unerörtert lassen, haben auch nicht näher zu untersuchen, bei welchen Pflanzen die Ablagerung der Reservestoffe ausschließlich oder vorwiegend im Endosperm, bei welchen sie nur in den Kotyledonen und bei welchen sie an beiden Orten stattfindet. Für die physiologische Betrachtung genügt es zunächst, zu wissen, daß solche Stoffe in der Nähe der wachsenden Teile des Keimlings vorhanden sind, und interessiert es, zu erfahren, was für eine chemische Beschaffenheit dieselben besitzen.

Als Reservestoffe treten uns in den Samen stickstoffhaltige und stickstofffreie organische Substanzen sowie Aschenbestandteile entgegen. Diese drei Kategorien von Stoffen sind nun aber nicht immer in den Verhältnissen im Samen aufgestapelt, wie sie von der jungen Pflanze verbraucht werden. Wäre das der Fall, so müßten ja, wenn die Keimung im Dunkeln stattfindet und der Keimling nur destilliertes Wasser von außen aufnehmen kann, zu einer bestimmten Zeit sämtliche Reserven gleichzeitig aufgezehrt sein. In der Natur dringt, wie gesagt, gewöhnlich die Wurzel rasch in den Boden und findet dort die nötigen Aschensubstanzen; da sie zuerst von außen dem Keimling zuzufließen pflegen, so ist es erklärlich, daß die Samen von ihnen meist nur geringe Mengen besitzen. Damit aber hängt es zusammen, daß GODLEWSKI (1879) eine erheblich be[illegible] Entwicklung von Raphanuspflänzchen im Dunkeln erzielte, w[illegible]nen Nährsalze bot, als wenn er sie in destilliertem Wasse[illegible] ließ. Nur im

ersteren Fall konnten sie die organischen Reservestoffe voll ausnutzen und erreichten fast das doppelte Frischgewicht wie die in reinem Wasser erzogenen. Bei einem Ueberwiegen der stickstofffreien Reserven wird es also eventuell zu einem Entwicklungsstillstand kommen, wenn keine Nitrate geboten werden, oder wenn diese etwa im Dunkeln nicht genügend assimiliert werden sollten. Der umgekehrte Fall ist von manchen Leguminosen bekannt: wenn die Entwicklung im Dunkeln sistiert ist, findet man in den Keimlingen noch große Massen von stickstoffhaltiger organischer Substanz, die hier im Verhältnis zur stickstofffreien in zu großer Menge magaziniert wird. Die Größe der Entwicklung wird also auch hier von dem „im Minimum" vorhandenen Stoff bestimmt (vgl. S. 94).

Als Reservestoffe der Samen finden sich ganz besonders solche Körper, die entweder ganz unlöslich in Wasser sind, oder die jedenfalls sehr große Moleküle aufzuweisen haben (Kolloide). Damit ist zweierlei erreicht: einmal nehmen die wasserfreien Stoffe weniger Raum ein, andererseits wird der bei konzentrierteren Lösungen von Kristalloiden auftretende hohe osmotische Druck vermieden. Wir werden sehen, daß sich die nichtaustrocknenden Reservestoffbehälter anders verhalten. — Als stickstofffreie Reservestoffe treten in Samen in größerer Verbreitung namentlich Stärke, Zellulose und Fett, als stickstoffhaltige Körper Proteine auf. Wenn wir nun dazu übergehen, die Lösung und das Auswandern der Reservestoffe näher zu betrachten, so beginnen wir am besten mit der Stärke. Sie ist nicht nur sehr häufig als Reservestoff gefunden, sie ist auch am besten studiert.

Wie bemerkt, ist die Stärke ohne chemische Veränderung nicht in Wasser löslich. Solche Umwandlungen, die zur Bildung löslicher Produkte führen, können außerhalb der Pflanze in sehr verschiedener Weise ausgeführt werden. Schon Wasser wirkt bei höherer Temperatur in diesem Sinn, indem es zunächst die Stärke verkleistert und sie dann schließlich in Dextrin und Dextrose verwandelt. Eine rasche Ueberführung in Traubenzucker erzielt man auch durch Einwirkung von Mineralsäuren (z. B. Salzsäure) in der Wärme; dagegen treten andere Produkte auf, wenn die Stärke durch die Einwirkung von Alkalien, Kalknitrat, Chloralhydrat etc. gelöst wird. In der Pflanze aber ist die Stärke, sowohl wenn sie wächst, wie wenn sie gelöst wird, vom Chromatophor umgeben, und es dürften weder Säuren noch Alkalien mit ihr in Berührung kommen; ihre Auflösung in der Pflanze ist vielmehr einem Stoff von ganz besonderen Eigenschaften anvertraut, der Diastase (vgl. SCHLEICHERT 1893), die zu der physiologischen Gruppe der Enzyme oder Fermente gehört. Sie ist ein Produkt des Organismus, vermag aber auch außerhalb desselben zu funktionieren. Man verschafft sich die Diastase am bequemsten, indem man stärkereiche Samen, etwa Gerste, einige Zeit nach Beginn der Keimung zerkleinert und mit Wasser, am besten bei ca. 50°, extrahiert: die Diastase geht mit anderen löslichen Körpern in das Wasser über, und wir können deshalb ein Gersten- oder Malzextrakt zum Studium ihrer wichtigsten Eigenschaften verwenden.

Setzt man dem Extrakt Stärkekörner zu, so sieht man diese in derselben Weise, wie in dem intakten keimenden Samen, allmählich in Lösung gehen (Fig. 37, S. 178). Dabei verhalten sich die Stärkekörner verschiedener Pflanzen verschieden resistent. Will man die

Reaktionsprodukte untersuchen, so kommt man bei Verwendung von Stärkekleister rascher zum Ziel. Verfolgt man die eintretenden Veränderungen mit Jodlösung, so sieht man, daß die durch sie erzielte Blaufärbung bald nachläßt und einer weinroten Färbung Platz macht. Schließlich schwindet auch diese. Man bemerkt übrigens auch ohne Jod am Aussehen der Lösung eine beträchtliche Veränderung. Ursprünglich war sie schwerflüssig und opaleszierend, jetzt ist sie durchsichtig und dünnflüssig. Die Stärke ist verschwunden, Dextrin und Maltose ist an ihre Stelle getreten (LINTNER und DÜLL 1893, ARTHUR MEYER 1895). Das Auftreten der Maltose gibt sich darin zu erkennen, daß die Flüssigkeit jetzt alkalische Kupferlösung (FEHLINGS Lösung) reduziert.

Wie die Verzuckerung im einzelnen verläuft, ist noch nicht genau bekannt, man darf aber annehmen, daß der Abbau der Stärke ein allmählicher ist, indem zunächst Dextrin auftritt, das sich dann weiter in Maltose verwandelt. Man unterscheidet vielfach nach dem Verhalten zu Jodlösung eine ganze Reihe von Dextrinen, man weiß aber nicht, in welchen Beziehungen diese zur Stärke stehen. Sie scheinen dieselbe chemische Zusammensetzung zu haben wie die Stärke und unterscheiden sich dann vielleicht nur durch eine geringere Molekülgröße von ihr. Das Molekulargewicht des Dextrins ist ungefähr 18mal so groß als das der Maltose. Die Bildung der Maltose dürfte etwa nach folgender Formel sich vollziehen:

$$\underset{\text{Dextrin}}{C_{216}H_{360}O_{180}} + 18\,H_2O = 18\,(\underset{\text{Maltose}}{C_{12}H_{22}O_{11}})$$

Es handelt sich also um eine Zerlegung unter Wasseraufnahme, eine sog. hydrolytische Spaltung. Es scheint uns durchaus nicht unmöglich zu sein, daß auch bei der Dextrinbildung schon eine solche Hydrolyse vorliegt.

Die Verzuckerung der Stärke durch Malzextrakt läßt sich im Reagenzglas bei geeigneter Temperatur schon im Laufe einiger Minuten nachweisen. Ebenso wie aus der keimenden Gerste läßt sich aber auch aus anderen keimenden Samen Diastase durch Wasser oder Glyzerin extrahieren, und auch noch in vielen anderen stärkehaltigen pflanzlichen Geweben, ferner auch in den Verdauungssäften des Tierkörpers (Speichelsekret, Pankreassaft) ist Diastase nachgewiesen. Es unterliegt aber keinem Zweifel, daß nicht überall die gleiche Diastase auftritt; vielmehr sind große Unterschiede gefunden worden, sowohl in Bezug auf die Reaktionsprodukte, wie auf die Beeinflussung durch äußere Faktoren. Aller Wahrscheinlichkeit nach existieren also mehrere Diastasen. Es ist z. B. sehr wohl möglich, daß die Ueberführung der Stärke in Dextrin von einer anderen Diastase besorgt wird, als die Weiterspaltung des Dextrins zu Maltose. Es gelang wenigstens im Malzextrakt durch Erhitzen auf ca. 80° (vgl. DUCLAUX 1899, 400) die Fähigkeit der Maltosebildung zu zerstören, während die Dextrinbildung weiter ging. Auch der Abbau des Dextrins vollzieht sich nicht immer in der gleichen Weise; vielfach ist freilich nur Maltose gefunden worden, in anderen Fällen aber auch Glukose. Im letzteren Fall findet also auch eine hydrolytische Spaltung des Maltosemoleküls in zwei Moleküle Traubenzucker statt. Und selbst solche Diastasen, die nur Maltose ergeben, sollen durch verschiedene Zwischenprodukte noch unterscheidbar sein (vgl. BEIJERINCK 1895). Vergleicht man nun den Einfluß der Diastasen mit dem einer Salz-

säurelösung, so zeigt sich, daß die Diastasen zwar auch zu einer Lösung der Stärke unter Wasseraufnahme führen, daß sie aber eine enger begrenzte Wirkung haben als die Säuren. Um das Amylum bis zur Glukose zu spalten, genügt eine Säure, es sind aber dazu wahrscheinlich drei verschiedene Diastasen nötig, deren jede nur einen kleinen, aber bestimmten Teil am Gesamterfolg hat. Aehnliches gilt für andere Arten von Enzymen. Die Enzyme sind also viel feinere Reagentien als die Säuren, und sie verdanken diesem Umstand die große Wichtigkeit, die sie heute in der physiologischen Chemie gewonnen haben.

Frägt man nun nach der chemischen Beschaffenheit der Diastase, so muß zunächst hervorgehoben werden, daß unser Malzextrakt nicht etwa eine reine Diastaselösung ist, und daß es bis jetzt überhaupt nicht gelungen ist, die Diastase von allen anderen im Extrakt enthaltenen Stoffen zu trennen. Setzt man Alkohol zur Lösung, so fällt ein Niederschlag aus, der Eiweißreaktion gibt und, in Wasser gelöst, die stärkelösende Eigenschaft der Diastase, wenn auch in etwas geschwächter Weise, zeigt. Erwärmt man auf etwas über 80°, so fällt wiederum Eiweiß aus und mit ihm die Diastase; sie hat aber jetzt ihre Haupteigenschaft verloren, denn sie kann Stärke nicht mehr verzuckern. Es liegt nahe, anzunehmen. die Diastase sei ein Eiweißkörper, der durch die Einwirkung einer hohen Temperatur koaguliere. Bewiesen ist diese Anschauung indes durchaus nicht, und es könnte sehr wohl sein, daß die Diastase in chemischer Hinsicht mit dem Eiweiß gar nichts zu tun hätte. Da offenbar sehr geringe Mengen von Diastase große hydrolytische Wirkungen haben, so könnte die eigentliche Diastase eine geringfügige Verunreinigung des Eiweißkörpers bilden, den man durch Alkoholfällung aus Malzextrakt erhält.

Was nun der Diastase in ganz besonderem Maße die Aufmerksamkeit der Physiologen zugezogen hat, das ist ihr Verhalten bei verschiedenen Temperaturen einerseits, gegen gewisse Stoffe andererseits. Bei 0° ist von einer Lösung der Stärke durch Diastase nur wenig zu bemerken; mit Erhöhung der Temperatur nimmt ihre Wirkung rasch zu, bis sie bei 50° einen Wert erreicht, der dann bis 63° nur noch wenig steigt; erwärmt man noch mehr, so nimmt die Wirkung wieder ab und erreicht schließlich in der Nähe der Temperatur, die vernichtend wirkt (85° C) den Wert Null (KJELDAHL 1879). Konstruiert man eine Kurve (Fig. 35), deren Abszisse die Temperatur, deren Ordinaten die stärkelösende Kraft der Diastase verzeichnen, so hat diese große Aehnlichkeit mit den Kurven, die die Abhängigkeit verschiedener Funktionen des lebenden Plasmas von der Temperatur darstellen, wie wir sie z. B. bei Wachstums- und Bewegungserscheinungen noch besprechen werden, bei der Kohlenstoffassimilation schon erwähnt haben; Maximum, Minimum und Optimum dieser Kurve liegt jedoch bei Diastasen verschiedener Provenienz nicht immer am gleichen Punkt (LINTNER und ECKHARDT 1890). Die Kurven, die

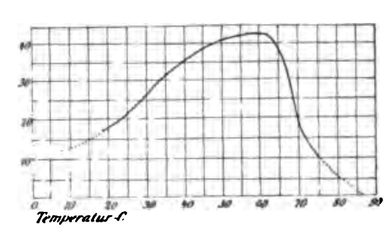


Fig. 35. Abhängigkeit der Wirkung einer Malz-Diastase von der Temperatur. Nach KJELDAHL (1879).

wir bei Diastasen erhalten, unterscheiden sich aber von anderen physiologischen Kurven dadurch, daß das Optimum stets sehr hoch liegt; seine Lage ist tatsächlich so hoch, daß es in der Pflanze überhaupt nie zur Geltung kommen kann, da bei 50—60° die C-Assimilation schon unmöglich wird, und überhaupt die Grenze des Lebens erreicht, oder überschritten ist. — Diese Kurve kommt zweifellos dadurch zustande, daß die Temperatur in zweifacher Weise auf die Diastase einwirkt. Einmal steigt die hydrolytische Wirkung der Diastase genau so mit der Temperatur wie andere chemische Prozesse (vgl. S. 142); andererseits wird aber die Diastase durch höhere Temperatur in steigendem Maße zerstört, so daß ihre Menge abnimmt. Aus der doppelten Abhängigkeit ergibt sich dann die Optimumkurve (vgl. Ducleaux 1899).

Bei Betrachtung der Beeinflussung der Diastase durch gewisse Stoffe beginnen wir mit denjenigen, die eine hemmende Wirkung ausüben, und von denen einige auf die Malzdiastase gerade so als Gift wirken wie auf das Protoplasma. Nach Bokorny (1901) wäre da an erster Stelle Formaldehyd zu nennen, das in einer Konzentration von 0,01 Proz. ebenso das Protoplasma wie die Diastase nach einer gewissen Einwirkungszeit vernichtet. Gegen die Mehrzahl der Gifte verhält sich die Diastase aber insofern anders, als sie viel weniger empfindlich ist als das Protoplasma. Während letzteres z. B. schon durch sehr geringe Konzentrationen von Sublimat (0,00005 Proz.) und Höllenstein (0,000001 Proz.) zerstört wird, wirken auf die Diastase von beiden Substanzen erst Konzentrationen von 0,01 Proz. schädlich. Man hat es also in der Hand, durch Zusatz gewisser Gifte in geeigneter Verdünnung das Leben von Mikroorganismen völlig auszuschließen und das Enzym in voller Wirkung zu belassen. Da aber Mikroorganismen, wie wir später sehen werden, die Versuche mit Malzextrakt wesentlich beeinflussen könnten, so ist ihr Ausschluß von größter Bedeutung. Meist wird indes zu diesem Zweck Thymol oder Chloroform, nicht etwa Sublimat, verwendet.

Gegenüber diesen hemmend wirkenden Giften wären andere Stoffe zu nennen, die in hohem Grade beschleunigend wirken. Im allgemeinen tun dies alle Zusätze von freien Mineralsäuren, wenn sie spurenweise erfolgen, Zusatz von Neutralsalzen (z. B. Kochsalz) in etwas größerer Dosis und schließlich in spezifisch hohem Grade Aluminiumsalze, Phosphorsäureverbindungen und Asparagin. So fand z. B. Effront (zit. nach Green 1901) in bestimmter Zeit aus gleicher Menge von Kleister und Malzextrakt die folgenden ungleichen Maltosemengen gebildet:

1.	ohne Zusatz			8,63	Maltose
2.	Zusatz von 0,5	Proz.	Calciumphosphat	46,12	„
3.	„ „ 0,25	„	Ammoniakalaun	56,30	„
4.	„ „ 0,25	„	essigs. Tonerde	62,40	„
5.	„ „ 0,05	„	Asparagin	61,20	„

Mit oder ohne solche „Beschleuniger“ pflegt übrigens eine Diastaselösung nicht die ganze Stärkemenge in Maltose überzuführen, meist bleibt ein gewisser Rest von Dextrin übrig. Das hängt nun aber zweifellos nicht damit zusammen, daß die Diastase in einer gegebenen Lösung nach Verflüssigung einer bestimmten Menge von Stärke aufgebraucht ist, sondern damit, das ihr Verzuckerungsvermögen durch die Reaktionsprodukte gehemmt wird. Sorgt man für genügende Ab-

leitung des gebildeten Zuckers, so geht schließlich alles Dextrin in Maltose über, und theoretisch ist eine kleine Menge von Diastase fähig, unbegrenzte Stärkemengen zu verzuckern, ohne an ihrer diastatischen Kraft Einbuße zu erleiden.

Eine ganze Reihe von Eigenschaften, die wir jetzt bei der Diastase kennen gelernt haben, kehren nun bei anderen im Organismus gebildeten Substanzen wieder, und diese werden eben als Enzyme[1]) (Fermente) bezeichnet. Vielfach kann man die Enzyme durch Wasser oder Glyzerin aus dem Organismus extrahieren. Nicht immer geht diese Extraktion aber so leicht wie bei der Diastase; da manche Enzyme die Zellhaut nicht durchdringen können, so ist zu ihrer Gewinnung erst eine gründliche Zerstörung, ein Aufreißen der Zellen nötig. Die Enzyme wirken alle schon in sehr geringer Menge, und gehen nicht oder nicht dauernd in die Reaktion ein. Die Reaktion ist gewöhnlich unvollständig und kann durch bestimmte Körper beschleunigt oder gehemmt werden; sie hängt in derselben Weise von der Temperatur ab, wie wir das bei der Diastase gesehen haben. Jedes einzelne Enzym greift wahrscheinlich nur einen oder wenige verwandte Körper an. Darum kann man die Enzyme nach ihrer Wirkung einteilen. An dieser Stelle betrachten wir nur die hydrolytischen Spaltungen enzymatischer Natur — auf andere Wirkungen von Enzymen kommen wir später zu sprechen — und da müssen wir mindestens fünf Gruppen von Enzymen unterscheiden, nämlich:

a) Die Amylasen oder Diastasen verzuckern Stärke.

b) Die Cytasen verzuckern Zellulose und mit ihr verwandte Kohlehydrate, die zum Aufbau der Zellwand dienen.

c) Die Invertasen wandeln Disaccharide in Monosaccharide um, z. B. Rohrzucker in Dextrose und Lävulose, Maltose in 2 Moleküle Dextrose;

d) Die glykosidspaltenden Enzyme bilden aus Glykosiden neben anderen Stoffen Traubenzucker; so wird z. B. Amygdalin durch Emulsin in Glykose, Blausäure und Bittermandelöl gespalten.

e) Die Lipasen zerspalten Fette in Glyzerin und Fettsäure.

f) Die Proteasen wirken auf Eiweiß und stellen aus diesem diffusible Körper her, die wir schon an anderer Stelle aufgezählt haben.

In jeder dieser Gruppen existieren meist wieder mehrere distinkte Enzyme von ganz spezifischer Wirkung, und vielfach wird den Enzymen neben dieser ihrer spezifischen Wirkung auch noch die Fähigkeit zugeschrieben, aus Wasserstoffsuperoxyd Sauerstoff abzuspalten. Wahrscheinlich handelt es sich aber um Beimischung eines anderen Enzyms, von dem später die Rede sein soll.

In mancher Hinsicht, vor allen Dingen in der Beeinflussung durch die Temperatur und durch manche Chemikalien erinnern die Enzyme an den Organismus selbst, und man hat deshalb lange dazu geneigt, sie als „Protoplasmasplitter", jedenfalls als in chemischer Hinsicht hoch komplizierte Stoffe zu betrachten. Nötig ist eine solche Annahme aber durchaus nicht, denn die Enzyme teilen eine Reihe der wichtigsten Eigentümlichkeiten mit solchen anorganischen Körpern,

1) Ausführlichere Darstellungen unserer Kenntnisse über die Enzyme findet man in CZAPEK, (Biochemie I), HÖBER (Physik. Chem.), DUCLEAUX (1899), GREEN-WINDISCH (1901).

die man als „Katalysatoren" bezeichnet, und man neigt heute mehr denn je dazu, die Enzymwirkungen unter die „katalytischen" Erscheinungen einzureihen.

Katalysatoren sind Stoffe, die, ohne im Endprodukt einer Reaktion zu erscheinen, deren Geschwindigkeit verändern (OSTWALD 1902). Besonders interessant für uns sind solche Katalysatoren, die beschleunigend wirken. Als Prototyp einer solchen Katalyse kann die Zersetzung des Wasserstoffsuperoxyds in Sauerstoff und Wasser durch fein verteilte Metalle betrachtet werden. Bekanntlich zersetzt sich das Wasserstoffsuperoxyd auch freiwillig; aber die Sauerstoffabspaltung wird durch den Metallzusatz ungemein beschleunigt. Dabei fällt auf, daß eine sehr kleine Menge des Katalysators eine sehr große Menge des Superoxyds zerspalten kann, ohne irgendwie an Wirksamkeit einzubüßen. Es ist aber die katalytische Wirkung durchaus an den fein verteilten Zustand des Metalles gebunden, Platindraht ist also ganz unwirksam, dagegen Platinmoor oder die sog. kolloidale Lösung von Platin sind sehr wirksam. Solche kolloidale Lösungen von Platin, d. h. Suspensionen von Platinteilchen ultramikroskopischer Größe in Wasser, hat BREDIG (1901) durch Kathodenzerstäubung erhalten, und er hat gezeigt, daß sie eine weitgehende Analogie mit den Enzymen aufweisen. Zunächst besteht einmal in dem kolloidalen Zustand beider Körper eine gewisse Aehnlichkeit. Daß die Enzyme Kolloide sind, wurde bisher nicht betont; es versteht sich aber auch von selbst, da sie ja aller Wahrscheinlichkeit nach den Proteinen zuzurechnen sind. Zweitens wirkt kolloidales Platin, wie die Enzyme, auch schon in ganz minimaler Menge katalytisch; BREDIG fand eine katalytische Wirkung auf H_2O_2 noch bei einem Gehalt von 0,000003 mg Platin im Kubikzentimeter Flüssigkeit. Drittens zeigt sich eine Analogie in der Beeinflussung der Enzyme und der kolloidalen Metalllösung durch gewisse, als Gifte wirkende Stoffe, die man Paralysatoren nennen kann. Kleine Mengen von Schwefelwasserstoff, Schwefelkohlenstoff und Blausäure etc. heben die katalytische Kraft der Pt-Lösung auf. Sie vernichten sie aber nicht dauernd; nach Entfernung der Stoffe beginnt die Katalyse von neuem. — Die Hauptsache aber ist die angeblich gleiche katalytische Wirkung von Enzym und Platinkolloid. Diese erblickt BREDIG darin, daß einmal das Platin neben der H_2O_2-Katalyse auch Rohrzucker invertieren und einige andere im Organismus eintretende enzymatische Reaktionen bewirken kann, während andererseits den Enzymen neben ihrer spezifischen Tätigkeit auch die Fähigkeit der H_2O_2-Zerlegung zugeschrieben wird. Wir lassen es dahingestellt, ob wirklich für das Platin kurz gesagt enzymatische Wirkung nachgewiesen ist (vgl. Zeitschr. f. physik. Chem., **31**, 212, Anm.) und bemerken nur, daß die H_2O_2-Katalyse der Enzyme, wie schon erwähnt wurde, eine recht problematische Sache ist. Durch Erwärmen auf eine bestimmte Temperatur (JACOBSON 1892) kann nämlich die Fähigkeit der Enzyme, H_2O_2 zu katalysieren, vernichtet werden, während ihre spezifischen Befähigungen erhalten bleiben. So konnte z. B. ein Pankreassaft nach Erwärmen auf 61° C zwar noch Stärke verzuckern, aber keinen Sauerstoff mehr aus H_2O_2 entwickeln. Es liegt also sehr nahe, anzunehmen, daß man durch diese Prozedur einen Stoff, der allerdings in seiner Wirkung die größte Aehnlichkeit mit der kolloidalen Pt-Lösung hat, ausscheidet, und daß das eigentliche Enzym übrig bleibt. Zu ähnlichen Schlüssen kommt man bei

[illegible] der oben genannten Gifte: [illegible] [illegible] wichtig. weil sie angeblich auf [illegible] wirkt, wie auf kolloidales [illegible] die Blausäure wiederum nur [illegible] Enzyms und läßt die spezifische [illegible] Jacobson 1892).

[illegible] doch zu weit gegangen, wenn er [illegible] geradezu als „anorganische Fermente" [illegible] Aehnlichkeit beschränkt sich [illegible] Stoffe Katalysatoren sind. Auch [illegible] bewirken, sind anorganische Katalysatoren [illegible] überhaupt in reicher Anzahl bekannt [illegible] auf sehr viele Reaktionen be[illegible] beschränkteren Wirkungskreis [illegible] Die Enzyme sind nun [illegible] Spezifizität charakterisiert; in [illegible] nur für den Organismus, sondern [illegible] — Man könnte übrigens daran [illegible] seien, weil viele der durch [illegible] die Enzyme nicht wahrnehmbar [illegible] gewöhnlichen Umständen in Wasser [illegible] fraglich, ob man da in der [illegible] eines bestehenden Vor[illegible] man aber, daß bei höherer [illegible] ohne Enzym eintritt, und daß [illegible] Prozeß abnimmt, so kann man [illegible] gewöhnlicher Temperatur nicht leugnen, [illegible] vielleicht erst nach Jahren [illegible] Jedenfalls ist die Einreihung der [illegible] beste Hypothese, die wir gegen[illegible]

Wenn wir [illegible] Katalysatoren dahin definierten, daß [illegible] ohne sie stattfindenden Reaktion [illegible] daß sie das Endresultat [illegible] können. Das Endresultat chemischer Reaktionen [illegible] Manchmal kommt es zu [illegible] des Ausgangsmaterials: so wird z. B. [illegible] Rohrzucker [illegible] vollständig in Glukose übergeführt. Andrerseits [illegible] nur bis zur Herstellung eines Gleichgewichtes zwischen Ausgangsmaterial und Reaktionsprodukt führen. So geht z. B. [illegible] Spaltung des Essig-Esters in Aethyl-Alkohol und Essigsäure unter Wasseraufnahme nicht zu Ende, sondern [illegible] hört auf, wenn ein Teil des Esters noch unzersetzt ist. Das ist dadurch zu erklären, daß Esterbildung unter Wasserausscheidung und [illegible]zersetzung unter Wasseraufnahme **gleichzeitig** stattfinden, und daß das Gleichgewicht dann eintritt, wenn Spaltung und Synthese mit gleicher Geschwindigkeit erfolgen. Da nun aber die Geschwindigkeit von der **Konzentration** der vorhandenen Stoffe abhängt, so kann man durch eine Konzentrationserhöhung des Esters eine Spaltung, durch Konzentrationserhöhung von Säure und Alkohol eine Synthese bewirken. Mit anderen Worten: die Reaktion ist umkehrbar, **reversibel**. Wenn nun der Katalysator an dem Gleichgewicht nichts ändern kann, so muß z. B. die Hydrolyse der Maltos

zu Dextrose, die unter dem Einfluß von Säure unvollständig und reversibel verläuft, auch bei Verwendung eines geeigneten Enzyms (Maltase) zu demselben Gleichgewichtszustande führen und reversibel sein. In der Tat konnte HILL (1898) das nachweisen. Damit ist aber gesagt, daß die Wirkung des Enzyms, je nach der Konzentration der Maltose und der Dextrose, eine ganz verschiedene sein muß. Im einen Fall wird es zur Hydrolyse, im anderen aber zur Synthese führen[1]). Wenn es aber gelingt, das eine Produkt fortgesetzt aus dem Reaktionsgemisch zu entfernen, dann kann sowohl eine völlige Hydrolyse wie auch eine völlige Synthese bewerkstelligt werden. Man sieht leicht ein, von welcher Wichtigkeit diese von HILL erwiesene doppelte Wirkungsweise der Enzyme für den Organismus sein muß.

In ähnlicher Weise wie für die Maltase sind synthetische Wirkungen auch für andere Enzyme erwiesen worden. Als Beispiele führen wir an die Fettsynthese aus Glyzerin und Fettsäure durch eine Lipase und die Amygdalinsynthese aus Traubenzucker und Mandelsäurenitrilglukosid durch Emulsin. Dagegen kann das Emulsin aus den Produkten der völligen Hydrolyse des Amygdalins, aus Blausäure, Benzaldehyd und Traubenzucker kein Amygdalin bilden.

Die irreversibelen bis zur völligen Zerspaltung gehenden Hydrolysen müßten unter der Wirkung der Enzyme genau so vollständig erfolgen wie unter Säurewirkung. Tatsächlich ist das aber durchaus nicht immer der Fall. So verläuft z. B. die eben genannte Hydrolyse des Amygdalins zu Blausäure, Bittermandelöl und Dextrose bei Gegenwart von Säure vollständig, dagegen bei Gegenwart von Emulsin unvollständig. Das im letzteren Falle eintretende Gleichgewicht wird als „falsches Gleichgewicht" bezeichnet; daß es sich wesentlich vom echten Gleichgewicht bei reversiblen Reaktionen unterscheidet, sieht man unter anderem daran, daß es von der Menge und nicht von der Konzentration des Amygdalins abhängt. Solche falsche Gleichgewichte, die vielfach bei Enzymen auftreten, z. B. auch bei der Diastase, erklären sich hauptsächlich dadurch, daß hier die Spaltungsprodukte auf das Enzym einwirken, dieses vernichten oder wenigstens unwirksam machen. Bei Ableitung der Reaktionsprodukte oder bei Hinzufügung von neuem Enzym geht die Spaltung weiter. Es ist klar, daß man aus solchen „falschen Gleichgewichten" nicht auf Reversibilität der Reaktion schließen darf, und daß demnach auch eine synthetische Wirkung der betr. Enzyme nicht eintreten kann.

Eine Erklärung für die beschleunigende Wirkung der Enzyme, überhaupt der Katalysatoren ist in mehrfacher Weise gegeben worden; wir verweisen auf die Literatur, insbesondere auf HÖBER (Physik. Chemie). Uns genügt es, diese Wirkung hervorgehoben zu haben. Will man sich diese unter einem Bild vorstellen, so kann man sagen, der Katalysator wirkt wie ein Schmiermittel auf die Maschine (vgl. BREDIG 1902).

Wenden wir uns nun, nach diesen Bemerkungen über Enzyme im allgemeinen und über Diastase im speziellen, wieder zu der Keimung der

---

[1]) Wir können nicht näher auf den Umstand eingehen, daß das Produkt der Synthese Isomaltose ist, also mit dem Ausgangsprodukt (Maltose) nicht ganz übereinstimmt.



nicht untersucht zu sein, wäre aber zur richtigen Beurteilung des Erfolges von Wichtigkeit. Ferner fällt es auf, daß eine vollkommene Entleerung des gesamten Stärkevorrats bei PURIEWITSCHS Versuchen offenbar viel mehr Zeit in Anspruch nahm, als bei einer normalen Keimung. Es ist nicht wahrscheinlich, daß etwa die mangelhafte Ableitung des gebildeten Zuckers daran schuld ist. Dagegen kann man eine andere Vermutung nicht von der Hand weisen. Es ist festgestellt worden (LINZ 1896), daß das Schildchen jederzeit mehr (oder wirksamere) Diastase enthält als das Endosperm, es liegt daher nahe, anzunehmen, daß bei der normalen Keimung aus dem Schildchen Diastase in das Endosperm eindringt und dort mit zur Stärkelösung beiträgt. Obwohl an dem Vorkommen einer solchen Diastaseausscheidung aus Zellen nicht gezweifelt werden kann, und obwohl sie auch speziell für den Gramineenembryo schon von mehreren Seiten (z. B. BROWN und MORRIS 1890) angegeben worden ist, so ist ihr Nachweis doch noch nicht ganz einwandfrei gelungen (LINZ 1896, GRÜSS 1897).

Wie bemerkt, fand sich in der Kulturflüssigkeit der embryolosen Gramineenendosperme stets reduzierender Zucker vor, neben ihm aber trat in meist nicht unbeträchtlicher Menge auch noch Rohrzucker bezw. ein anderes, erst nach Behandlung mit heißer Säure reduzierendes Disaccharid auf. Diesen Zucker kann man nach unseren gegenwärtigen Kenntnissen unmöglich auf die Hydrolyse der Stärke zurückführen, und es bedarf sein Auftreten noch weiterer Aufklärung. Einstweilen muß man sich mit der Vermutung zufrieden geben, er sei als solcher schon im Samen vorhanden gewesen, was ja in der Tat nicht ganz unwahrscheinlich ist, da SCHULZE (1899) Rohrzucker im Gramineensamen gefunden hat. Aber auch andere Beobachtungen PURIEWITSCHS zeigen, daß die Entleerung der Endosperme nicht ein einfacher Diffusionsprozeß ist. In Uebereinstimmung mit HANSTEEN konnte er feststellen, daß die Entleerung sich rascher vollzieht, wenn man große Wassermengen zur Aufnahme des Zuckers gibt. Die Erklärung scheint einfach: eine Diffusion kann nur stattfinden, solange die Außenflüssigkeit weniger konzentriert ist als die Zellenflüssigkeit; und weiter: wenn der in den Zellen gebildete Zucker nicht herausdiffundieren kann, dann hört die Hydrolyse der Stärke auf. So fand denn PURIEWITSCH die Stärkelösung im Endosperm stets viel geringer, wenn er statt Wasser 1—3-proz. Lösungen von Rohrzucker oder Dextrose verwendete. Obwohl nicht nachgewiesen ist, daß wirklich diese Zucker aus der Stärke gebildet werden, könnte man sie immerhin als die direkte Ursache des Aufhörens der Diffusion betrachten. Ganz anders wird aber die Sache, wenn PURIEWITSCH auch bei Verwendung von Glyzerin, Kalisalpeter und Kochsalz eine starke Hemmung der Stärkelösung eintreten sieht! Hier hört eine einfache physikalische Erklärung auf, ja man wird sogar danach an der rein physikalischen Wirkung der Rohrzucker- und Dextroselösung zweifeln und sich daran erinnern müssen, daß eben die Endospermzellen lebende Organismen sind und als solche in verschiedenster Weise von der Außenwelt affiziert werden. Vor allem wird man an eine Veränderung der Permeabilität des Protoplasmas denken müssen, die ja tatsächlich, wie wir wissen, in mannigfachster Weise veränderlich ist.

Beim Studium der Stärkelösung in keimender Gerste sind BROWN

...1890 auf die Tatsache gestoßen, daß auch die Zell-
...Endosperms während der Keimung gelöst werden. Es
...in diesem Fall um relativ dünne Zellwände, so daß der
...-ung auftretende Zucker keine wesentliche Rolle für die
...des Keimlings spielen kann. Vielleicht liegt die Be-
...Zellhautlösung hier nur darin, daß der Zellinhalt anderen
...besser zugänglich wird. In anderen Samen dagegen sind
...der Endospermzellen auffallend verdickt, so bei den
...iaceen, Umbelliferen, Leguminosen und Liliaceen, und da
...der Keimung eine Auflösung der Zellwand erfolgt, so
...man die Stoffe, aus denen sie besteht, mit um so größerem
...Reservestoffe, wenn andere Kohlehydrate nicht oder nur
...ndender Menge vorkommen. — Die chemische Be-
...der Zellwände ist noch immer mangelhaft bekannt. Es
...mindesten zwei Gruppen von Substanzen an ihrem
...eiligt sein: die „Pektine“ und die „Zellulosen“. Von den
...llen wir hier ganz schweigen, da die Ansichten über ihre
...Beschaffenheit die weitgehendsten Differenzen aufweisen
...EK. Biochemie). Die Zellulosen geben bei Behandlung mit
...auf hydrolytischem Weg verschiedenen Zuckerarten Ursprung:
...rose, Mannose, Galaktose, und mit E. SCHULZE (1890—92)
...sie wohl als Anhydride dieser Hexosen, zum Teil auch
...Pentosen (Arabinose und Xylose) betrachten. Eine einzelne
...besteht wohl selten nur aus einem einzigen chemischen
...um, in den meisten Fällen aus einem Gemisch mehrerer.
...Samen speziell finden wir solche Zellulosen als Reservestoffe
...ert, die reichlich Mannose und Galaktose, aber nur wenig
...ose bei der Säurebehandlung geben, und die schon durch ver-
...nte Säuren in diese Zucker übergeführt werden. SCHULZE
...sie Hemizellulosen im Gegensatz zu den erst durch konzen-
...ttere Salzsäure hydrolysierbaren echten Zellulosen. Die letzteren
...offenbar auch für die Pflanze schwer lösbar und werden nie
wieder in den Stoffwechsel gezogen.

Vielleicht gelingt es einmal später, die Zellulosen nicht nach ihrem Verhalten zu Säuren, sondern zu Enzymen zu charakterisieren. Das wäre nicht nur biologisch wichtiger, sondern es verspräche auch genauere Auskünfte über ihre chemische Natur. Daß tatsächlich die Hemizellulosen in den Samen durch Enzyme aufgelöst werden, steht fest, wenn wir auch nichts Näheres über diese Enzyme wissen. BROWN und MORRIS (1890) haben aus keimender Gerste, NEWCOMBE (1889) außerdem noch aus Lupinenkotyledonen und dem Endosperm, sowie den Kotyledonen von Phoenix durch das gleiche Verfahren, wie man es zur Gewinnung der Diastase anwendet, ein Enzym in Lösung bekommen, das in kurzer Zeit die Zellwände des Gerstenendosperms, viel langsamer schon die Reservezellulose der Lupine, angreift. Nachdem von mehreren Seiten diese zellwandlösende Wirkung der Diastase zugeschrieben worden war, die tatsächlich in diesen Extrakten nie fehlt, konnte NEWCOMBE überzeugend nachweisen, daß sie vielmehr einem spezifischen Enzym, einer Cytase, zukommt. Zwar gelang es noch nicht, diese von der Diastase zu trennen, aber NEWCOMBES Schluß scheint doch vollkommen gerechtfertigt, weil das amylolytische und das cytolytische Vermögen der Extrakte in keiner Weise proportional sind: so zeichnet sich z. B. das Extrakt von Lupinus und Phoenix

durch sehr starke Wirkung auf Zellulose und geringe auf Stärke aus, während sich das Malzextrakt umgekehrt verhält.

Die Verbreitung der Cytasen ist offenbar eine sehr große (HERISSEY 1903); sie treten anscheinend überall auf, wo Hemizellulosen gelöst werden müssen. Vielfach ist freilich ihre Menge eine sehr geringe und damit dürfte die langsame Lösung z. B. der Palmenendosperme zusammenhängen. Wenn die Produkte der Hydrolyse, Mannose und Galaktose, in der Pflanze gewöhnlich nicht gefunden werden, liegt das wahrscheinlich daran, daß sie rasch verbraucht, umgewandelt werden.

Neben Stärke und Zellulose kommt noch ein dritter stickstofffreier Körper in Samen vor: fettes Oel. Fette Oele sind durchaus nicht auf die Samen beschränkt, sie finden sich vielmehr in allen Zellen, und es ist zweifelhaft, ob überhaupt ein gänzlich fettfreies Protoplasma existiert. Auch in den Chlorophyllkörnern gewisser Pflanzen kommen sie regelmäßig vor und man hat eine Zeitlang angenommen, sie seien in diesem Falle Endprodukte der C-Assimilation, sie verträten die Stärke. Genauere Untersuchungen (HOLLE 1877, GODLEWSKI 1877) haben indes durchaus keine Anhaltspunkte für diese Ansicht ergeben; es scheint vielmehr, als ob wenigstens bei höheren Pflanzen [1]) die im Chlorophyll vorkommenden Fetttropfen durchaus nicht als Assimilate betrachtet werden können und daß sie zu keiner weiteren Verwendung befähigt sind. Darum haben wir in den bisherigen Besprechungen die Fette noch gar nicht erwähnt. Die in den Samen vorkommenden Fette sind aber zweifellos Reservestoffe, und bei manchen Samen bilden offenbar die Fette die Hauptmasse der Reservestoffe. Beispiele gibt folgende Tabelle:

	Wasser	N-haltige Substanz	Fett	N-freie Extraktivstoffe	Holz	Asche
Mandel	5,39	24,18	53,68	7,23	6,56	2,96
Haselnuß	3,77	15,62	66,47	9,03	3,28	1,83
Mohnsamen	5,79	14,09	47,69	18,74	5,76	7,93
Kokosnuß	5,81	8,88	67,00	12,44	4,06	1,81

Wir müssen also die Fette an dieser Stelle behandeln, wenn wir auch auf ihre Entstehung für den Moment noch nicht eingehen.

Die Fette sind bekanntlich Glyzerinester verschiedener Fettsäuren, die zu drei Gruppen gehören; die einen haben die Zusammensetzung $C_nH_{2n}O_2$, andere $C_nH_{2n-2}O_2$ oder $C_nH_{2n-4}O_2$. Aus der ersten Gruppe ist wichtig: die Laurinsäure ($C_{12}H_{24}O_2$), Myristinsäure ($C_{14}H_{28}O_2$), Palmitinsäure ($C_{16}H_{32}O_2$), Stearinsäure ($C_{18}H_{36}O_2$) und die Arachinsäure ($C_{20}H_{40}O_2$), aus der zweiten Gruppe die Hypogäasäure ($C_{16}H_{30}O_2$), die Oelsäure ($C_{18}H_{34}O_2$) und die Brassica(Eruca)säure ($C_{22}H_{42}O_2$), aus der letzten Gruppe endlich die Leinölsäure ($C_{16}H_{28}O_2$) (vgl. das Verzeichnis aller bisher in Pflanzen gefundenen Fettsäuren bei CZAPEK, Biochemie I, 106). Die Glyzerinester dieser Fettsäuren werden kurz als Palmitin, Stearin, Olein etc. bezeichnet; sie sind unter Wasseraustritt aus Glyzerin und Fettsäure entstanden zu denken, können also umgekehrt unter Wasseraufnahme wieder in Glyzerin und Fettsäure zerfallen, z. B.

$$\underset{\text{Palmitin}}{C_3H_5(C_{16}H_{31}O_2)_3} + 3\,H_2O = \underset{\text{Glyzerin}}{C_3H_5(OH)_3} + \underset{\text{Palmitinsäure}}{3\,(C_{16}H_{32}O_2)}$$

Eine solche Spaltung, die wir offenbar wieder als Hydrolyse be-

1) Bei Vaucheria soll nach FLEISSIG (1900) das fette Oel die Stärke ersetzen. Auch für Diatomeen wird Oel als Assimilationsprodukt angegeben (BEIJERINCK 1904).

dadurch, daß die vom Protoplasma der speichernden Zellen eingeschlossenen Vakuolen immer reicher an Eiweiß und ärmer an Wasser werden und schließlich zu festen Körnern eintrocknen. Meist geht dem Wasserverlust eine Trennung der verschiedenen Substanzen voraus, die in der Vakuole vorhanden sind: gewisse Eiweißkörper fallen in Form von Kristallen aus, andere kompliziertere Körper bilden kuglige Ausscheidungen, und beide werden dann von der zuletzt erstarrenden Grundmasse eingehüllt; die betreffenden Einschlüsse der Aleuronkörner sind unter dem Namen Kristalloide und Globoide bekannt. In chemischer Hinsicht liegen über diese Körper ausgezeichnete Untersuchungen von WEYL (1877), SCHMIEDEBERG (1877), GRÜBLER (1881) und dann namentlich auch von CHITTENDEN, OSBORNE und ihren Schülern (zusammengestellt von GRIESMAYER 1897) vor; in neuester Zeit hat TSCHIRCH (1900) die Resultate dieser amerikanischen Forscher mikrochemisch kontrolliert. Danach sind die Aleuronkörner vorzugsweise aus Globulinen gebildet. Die prozentische Zusammensetzung der Kristalloide der Paranuß ist nach WEYL:

C 52,43 H 7,12 N 18,1 S 0,55 O 21,3,

während GRÜBLER als Zusammensetzung der Kürbiskristalloide

C 53,21 H 7,22 N 19,22 S 1,07 O 19,10

angegeben hat.

OSBORNE hat eine große Anzahl von Globulinen in den Kristalloiden verschiedener Aleuronkörner nachgewiesen und mit besonderen Namen belegt; ja sogar das einzelne Kristalloid ist aus mehreren Globulinen aufgebaut. Die Differenzen zwischen denselben haben indes zurzeit noch kein Interesse für die Physiologie und können deshalb hier übergangen werden. — Die Globoide scheinen ebenfalls aus Globulinen zu bestehen, doch haben sich diese mit Calcium, Magnesium und Phosphorsäure verbunden und dadurch einen sehr abweichenden Charakter bekommen; sie müssen also zu den „Nukleoalbuminen" oder gar zu den „Proteiden" gerechnet werden. — Die Grundmasse schließlich der Aleuronkörner besteht ebenfalls aus Globulinen, denen vielleicht noch Albumosen beigemengt sind.

Bei der Keimung der Samen müssen nun die Reserveeiweißstoffe in eine Form gebracht werden, in der sie von Zelle zu Zelle wandern, diosmieren können. Mit einer einfachen Lösung ohne chemische Veränderung scheint dieses Ziel im allgemeinen nicht erreicht zu sein; das große Molekül muß zerspalten werden, und das besorgen, wie wir wissen, die proteolytischen Enzyme (Proteasen). Viel eingehender als von botanischer Seite hat man sich von tierphysiologischer Seite mit diesen Enzymen beschäftigt, doch können die hier gewonnenen Resultate ohne Bedenken auf das Gebiet der Pflanzenphysiologie übertragen werden. Zwei Typen von Proteasen sind bekannt, die sich einmal durch die Bedingungen unterscheiden, unter denen sie wirken, andererseits durch die Reaktionsprodukte, zu denen sie führen. Zum ersten Typus gehören die Pepsine; sie funktionieren nur in saurer Lösung, zerspalten das Eiweiß nur wenig tief bis zu Albumosen und Peptonen und machen es so diffusionsfähig. Während das Pepsin im Magen der höheren Tiere auftritt, kommt der andere Typus der Proteasen, das Trypsin, in der Bauchspeicheldrüse vor. Das Pankreastrypsin unterscheidet sich vom Pepsin einmal dadurch, daß es am besten in alkalischer Reaktion (1-proz. Soda) wirkt, hauptsächlich aber durch

die viel weitergehende Zerspaltung, zu der es führt: die zunächst auftretenden Albumosen und Peptone werden weiter zu den schon früher (S. 161) genannten Aminosäuren gespalten. Wie es scheint, ist das Trypsin oder ihm ähnliche Enzyme weit in der Natur verbreitet, z. B. gerade auch in der Pflanzenwelt, der Pepsine vielleicht ganz fehlen. Da bei der Keimung eiweißreicher Samen die bei der Pankreasverdauung auftretenden Aminosäuren oder ähnliche Substanzen nachzuweisen sind, besonders wenn man durch Dunkelkultur eine gewisse Anhäufung derselben herbeiführt (Vorl. 13), so liegt es nahe, an die Existenz eines trypsinähnlichen Enzyms im keimenden Samen zu denken. Ein solches ist denn auch durch Green (1887) in der Lupine und (1890) bei Ricinus, von Neumeister (1894) bei Gerste, Mohn, Weizen, Mais und Raps gefunden worden. Neumeister suchte aber in vielen anderen Samen vergeblich nach einer Protease, so z. B. gerade bei vielen Leguminosen (Lupinen, Wicken, Erbsen), bei denen man wegen ihres hohen Eiweißgehaltes am ehesten derartige Enzyme erwarten sollte. In der Tat hat dann auch Butkewitsch (1900) Greens Angaben über die Lupine im Gegensatz zu Neumeister völlig bestätigt; er konnte bei Einwirkung eines Glyzerinextraktes aus keimenden Samen auf Leguminoseneiweiß mit Sicherheit das Auftreten von Leucin und Tyrosin feststellen. Auch Windisch und Schellhorn (vgl. Green 1901) haben in der keimenden Gerste eine trypsinartige Protease aufgefunden. So steht der Annahme von Proteasen in allen eiweißhaltenden Keimlingen nichts im Wege. Aller Wahrscheinlichkeit nach gibt es mehrere Trypsine von verschiedener spezifischer Wirkungsweise (Pollak 1904). Eine Differenz der Pflanzentrypsine von Pankreastrypsin zeigt sich schon darin, daß sie in schwach sauerer Lösung am besten wirken. Außerdem ist neuerdings auch das Vorkommen von E r e p s i n in Pflanzen, speziell auch in Samen angegeben worden (Vines 1905, 1906, Dean 1900). Dieses Enzym soll nur auf Albumosen und Peptone (nicht auf Eiweiß) wirken und diese rasch und vollständig zu Aminosäuren abbauen. Wenn in manchen Samen bisher proteolytische Enzyme überhaupt nicht nachgewiesen werden konnten, so kann man daraus allein nicht den Schluß ziehen, daß sie fehlen. Da aber aus den sich selbsttätig entleerenden Keimlingen (Puriewitsch 1897) in einzelnen Fällen nur P e p t o n und E i w e i ß austreten, so muß man annehmen, daß gar nicht immer eine Hydrolyse des Proteins bei der Keimung nötig ist, daß auch Eiweiß als solches durch Protoplasma und Zellmembran dringen kann, eine Möglichkeit, mit der man bisher im allgemeinen nicht gerechnet hatte, die aber besonders im Hinblick auf die Fähigkeit der Fette, diese Wände zu durchwandern, nicht für unwahrscheinlich gelten kann.

Nach dem früher (S. 166) Gesagten müssen auch Schwefel- und Phosphorverbindungen durch die Proteolyse bei der Samenkeimung frei werden. Die p r i m ä r e n S-haltigen Produkte, wie Cystin, Cystein etc., sind bisher jedoch in der Pflanze noch nicht gefunden worden. Statt ihrer treten Sulfate auf, deren Entstehungsweise noch gänzlich unaufgeklärt ist. Die Herkunft der bei der Keimung auftretenden Phosphorsäure (Iwanoff 1902) ist auch noch nicht völlig aufgeklärt. Mehrere Eiweißkörper und Proteide können an ihr beteiligt sein, vielleicht auch die Lecithine. Nach neueren Anschauungen (Czapek 1907, 497) sind aber die Lecithine ebenso wie die Cholesterine B a u s t o f f e des Protoplasmas, keine Reservestoffe; dementsprechend findet

kein Zerfall derselben bei der Keimung statt. Eine Hauptquelle des Phosphors bildet endlich das Phytin (vgl. S. 166), das einen wesentlichen Anteil am Aufbau der Aleuronkörner nimmt (POSTERNAK 1903). Uebrigens enthalten die Aleuronkörner auch eine Menge anderer für die Pflanze wichtiger Aschenbestandteile (POSTERNAK 1905), zumeist in organischer Bindung; bei der Keimung werden sie alle als anorganische Salze frei.

Vorlesung 13.

Die Verwendung der Assimilate II.

Andere Reservestoffbehälter. — Wanderung und Verwandlung der gelösten Reservestoffe.

Reservestoffe sind durchaus nicht auf die Speichergewebe der Samen beschränkt, sondern sie finden sich überall da, wo einzelne Zellen oder Gewebe von eigener Assimilationstätigkeit unabhängig gemacht werden sollen. Am nächsten schließen sich an die Samen andere, der Fortpflanzung und Vermehrung dienende Organe an, also alle die zahllosen Gebilde, die als Sporen und Brutknospen bezeichnet werden; auch die Pollenkörner der Blütenpflanzen müssen ihnen angeschlossen werden. Die Bedeutung der Reservestoffe liegt in allen diesen Fällen darin, daß sie ein neues Individuum so lange in seiner Entwicklung unterstützen, bis es selbständig geworden ist und weiterhin von seiner eigenen Assimilationstätigkeit leben kann, oder bis es seine Funktion erfüllt hat (Pollen). In anderen Fällen handelt es sich darum, einem einzelnen Individuum, das eine Ruhezeit durchmacht und während derselben sich aller überflüssigen Teile entledigt, nach der Ruhe die Neubildung der Vegetationsorgane zu ermöglichen. Das trifft ebenso für unsere Stauden zu, die im Winter ihre gesamten oberirdischen Teile einbüßen, wie für die Bäume, die — wenigstens vielfach — in der kalten Jahreszeit die Blätter verlieren. Außerdem entstehen Reservestoffe auch in den Assimilationsorganen selbst, wenn die Bildung von Assimilaten deren Ableitung übertrifft. Ueberall aber muß der Verwendung der Reservestoffe eine Verwandlung, eine Mobilisierung, vorausgehen. Diese haben wir jetzt zu besprechen, doch können wir uns, da es sich prinzipiell um die gleichen Erscheinungen wie bei den Samen handelt, kurz fassen.

Die Reservestoffbehälter unserer Stauden sind der Ansammlung von Reservestoffen meist in der Weise angepaßt, daß sie im Innern viel großzelliges Parenchym (Speichergewebe) besitzen und dementsprechend vielfach auch äußerlich stark verdickt erscheinen. Das Speichergewebe kann in der Wurzel, im hypokotylen Glied, im Stengel oder in den Blättern zur Ausbildung gelangen, und danach unterscheidet man die am häufigsten wiederkehrenden Formen als Wurzelknollen, Stengelknollen und Zwiebeln. Neben dem Speichergewebe finden sich an diesen Organen noch eine oder mehrere Knospen, die

im nächsten Jahre zu Sprossen auswachsen. Die Reservestoffe selbst sind im wesentlichen die gleichen wie in den Samen, also neben den Aschenbestandteilen, die wir weiter nicht berücksichtigen wollen, stickstoffhaltige und stickstofffreie organische Substanzen. Nur in einem Punkt scheinen die Samen von den unterirdischen Speicherorganen zu differieren: sie trocknen bei der Reife zumeist so aus, daß die erste Bedingung der Keimung Wasseraufnahme ist. Die unterirdischen Speicherorgane dagegen behalten immer einen ansehnlichen Wassergehalt und würden beim Versuch einer so weitgehenden Austrocknung, wie sie bei Samen die Regel ist, wohl zumeist zu Grunde gehen. Bekannt ist, wie infolge ihres Wassergehaltes Kartoffelknollen z. B., wenn sie nur in nicht zu trockener Luft sich befinden, ohne Wasseraufnahme Triebe entwickeln können, und von einigen Zwiebeln und Knollen ist sogar eine Entfaltung von Blüten ohne Wasseraufnahme beobachtet worden. Für Veltheimia capensis hat das schon MEDICUS (1803) angegeben, für Oxalis lasiandra berichtet es HILDEBRAND (1884), und Sauromatum guttatum (GENAU 1901) kommt neuerdings als Kuriosität in den Handel, weil es auf dem Ofen ohne Wasser den Blütenstand austreibt. Man kann in diesen Fällen die Sache auch so ausdrücken, daß man sagt: in manchen unterirdischen Speichergeweben findet sich auch Wasser als Reservestoff.

Unter den stickstofffreien Reservestoffen nennen wir wieder in erster Linie die Kohlehydrate, die viel mehr als in den Samen überwiegen; dagegen findet sich das dort so häufige Fett in den unterirdischen Speicherorganen nur selten (Cyperus esculentus). Als Vertreter der Kohlehydrate tritt sehr häufig die Stärke auf, doch finden sich neben ihr, oder ausschließlich, auch noch andere Körper, die wir bei den Samen nicht genannt haben, weil sie dort entweder überhaupt nicht vorkommen, oder doch keine wichtige Rolle spielen. Das sind einmal Schleime, andererseits Zuckerarten. Schleim als Reservestoff findet sich z. B. reichlich in den Knollen der Orchideen und im Rhizom von Symphytum (vgl. FRANK 1866); er ist den Mannanen und Galaktanen der Samen an die Seite zu stellen, besteht also aus Hemizellulosen, die in Galaktose und Mannose übergeführt werden können, die aber einen viel stärkeren Wassergehalt haben als die entsprechenden Stoffe im Samen (HÉRISSEY 1903). Von Zuckerarten treten gelegentlich Glukosen als Reservestoffe auf, so z. B. in der Küchenzwiebel. Sie sind ohne weiteres zu anderen Zwecken in der Pflanze verwendbar; da aber bei ihrer Magazinierung notwendigerweise ein hoher osmotischer Druck entstehen muß, so begreift man, daß die Pflanze meist mehrere Moleküle Glukose unter Wasserabspaltung zu einem größeren Molekül vereinigt. So wird z. B. durch Umwandlung von Glukose in Rohrzucker der osmotische Druck rund auf die Hälfte reduziert, und noch mehr muß er abnehmen, wenn Körper, wie das Inulin, gebildet werden, das bei ähnlicher Zusammensetzung wie die Stärke doch im Zellsaft gelöst bleibt. Das Inulin tritt besonders in den Reservestoffbehältern der Compositen, Campanulaceen etc. auf, aber auch bei einigen Liliaceen kommt ein ihm jedenfalls sehr nahe stehender Körper vor. Der Rohrzucker dominiert unter den Reservestoffen der Zuckerrübe, wie auch des strenge genommen hier nicht zu nennenden Zuckerrohrs. Eine genauere Angabe der Verbreitung der genannten Zuckerarten liegt uns ebenso fern, wie eine vollständige Aufzählung der überhaupt ge-

fundenen. Bemerken wollen wir nur, daß Rohrzucker und Inulin bei der Keimung eine Veränderung erfahren, obwohl man bei ihrer Wasserlöslichkeit an direkte Verwendung denken könnte. Die Veränderung besteht wieder in einer hydrolytischen Spaltung durch Enzyme. Das Enzym Invertase spaltet den Rohrzucker in gleiche Teile Dextrose und Lävulose, die Inulase führt das Inulin in Lävulose über.

Unter den stickstoffhaltigen Reservestoffen der perennierenden Stauden fehlt das Eiweiß nicht, es tritt sogar gelegentlich in Form wohl ausgebildeter Kristalle auf (z. B. in der Kartoffel); dagegen kommt es, schon wegen des großen Wassergehaltes, nie zur Bildung von Aleuronkörnern. Neben Eiweiß findet sich aber auch ein Gemisch von Aminosäuren (vgl. SCHULZE 1904) von ähnlicher Zusammensetzung wie in Keimpflanzen. In der Mehrzahl der Fälle darf wohl angenommen werden, daß diese Aminosäuren nicht etwa vorgebildetem Eiweiß entstammen, sondern als solche magaziniert wurden. In der Knolle einer bestimmten Kartoffelsorte fand SCHULZE (1882) 56 Proz. vom Gesamtstickstoff aus Aminosäuren und nur 44 Proz. aus Eiweiß gebildet. Im Zuckerrohr soll nach SHOREY (1897) auch die einfachste Aminosäure, das Glykokoll, auftreten, das sonst anscheinend in Pflanzen noch nicht nachgewiesen worden ist.

Ein Speichergewebe von sehr großer Ausdehnung besitzen die Bäume, denn alle parenchymatischen Zellen des Holzes und der Rinde (eventuell auch das Mark) in Wurzel und Stamm führen Reservestoffe. Eine Ausnahme machen bei vielen Bäumen die zentral gelegenen Elemente des Holzes, die allmählich in „Kernholz" übergehen und mit dem Verlust des Lebens auch aufhören, Reservestoffe zu magazinieren. Von stickstofffreien Substanzen ist hier wohl die Stärke am reichlichsten vorhanden und, da sie bequem nachzuweisen, auch häufig in ihrem Verhalten näher verfolgt worden. Ihre Ablagerung beginnt schon im Mai oder Juni, und es füllen sich im allgemeinen zunächst die Zellen der Wurzeln, dann aufsteigend die des Stammes, der Aeste und endlich der Zweige mit ihr. Im Winter erfährt sie in toto oder partiell Veränderungen, auf die an anderer Stelle einzugehen ist; im Frühjahr aber, vor dem Austreiben, sind die gleichen Zustände wie im Herbst wieder hergestellt, und zur Mobilisierung der Stärke bedarf es demgemäß des Auftretens der Diastase. Außer Stärke finden sich auch Hemizellulosen recht häufig als Reservestoffe der Bäume (LECLERC 1904, SCHELLENBERG 1905); sie treten in Gestalt von Wandverdickungen im Rinden- und Siebparenchym und manchmal auch in Holzfasern auf. Weniger genau sind wir über die stickstoffhaltigen Reserven der Bäume orientiert; im allgemeinen wird es sich wohl um Eiweiß und Aminosäuren handeln. Eiweiß in Kristallform ist auch an bestimmten Stellen nachgewiesen, nämlich in den Knospenschuppen gewisser Bäume, die analog den Zwiebelschuppen die Rolle von Speicherorganen übernehmen und dann nicht nur Eiweiß, sondern auch N-freie Substanz, meist Reservezellulose, zu führen pflegen.

Wenn wir als letzten Typus der Reservestoffbehälter jetzt noch das Laubblatt nennen, so kehren wir damit zu Bekanntem zurück. Wir haben die Synthese von Kohlehydraten in demselben ausführlich besprochen und haben wahrscheinlich gemacht, daß das Eiweiß, wenn auch nicht ausschließlich, so doch in größter Menge in ihm formiert wird;

andrerseits ist gelegentlich hervorgehohen worden, daß eine Bildung von im Stoffwechsel weiterhin verwertbaren Fetten im Laubblatt im allgemeinen kaum stattfinden dürfte. (In mehrjährigen Blättern treten allerdings wie in den Bäumen [vgl. S. 201] Fette auf, die als Reservestoffe funktionieren.) Die Assimilate können nun, solange das Blatt noch wächst, sofort verwertet werden, oder sie können so rasch abgeleitet werden, daß es nicht zu einer Ansammlung kommt. Für gewöhnlich aber werden die Assimilate, oder, genauer gesagt, der Ueberschuß derselben am Entstehungsort selbst zu Reservestoffen, die freilich nicht lange diese Rolle spielen, sondern meist schon in der auf ihre Bildung folgenden Nacht wieder mobilisiert werden und auswandern. Für die Stärke ist ja ausdrücklich auf solche periodische Entstehung und Lösung hingewiesen worden. Wenn wir jetzt diese Erscheinung nochmals ins Auge fassen, so haben wir naturgemäß nach dem inzwischen Erörterten manche neue Frage aufzuwerfen. Vor allem wird es sich darum handeln, festzustellen, ob auch im Blatt durch Enzyme die Mobilisierung der Reservestoffe besorgt wird.

Den überzeugenden Nachweis, daß nicht nur Diastase im Blatt vorhanden ist, sondern daß sie auch hinreicht, um die ganze vorhandene Stärkemenge zu verzuckern, verdanken wir Brown und Morris (1893). Diese konstatierten zugleich, daß in verschiedenen Blättern höchst verschiedene Diastasemengen vorkommen. Sie bestimmten zu dem Zweck die Menge der Maltose, die mit dem Extrakt aus 10 g getrockneter und gepulverter Pflanzensubstanz in 48 Stunden aus sog. löslicher Stärke hervorgeht. So fanden sie z. B. für Malz 634, für Pisumblätter 240, Lathyrusblätter 100, Tropaeolum 4—10, Hydrocharisblätter 0,3 g Maltose.

Im Vergleich zum Malz ist also der Diastasegehalt der Blätter im allgemeinen gering: trotzdem sind manche Blätter recht diastasereich. Es bestehen offenbare Beziehungen zwischen dem Gehalt des Blattes an Stärke und an Diastase, denn die untersuchten Leguminosen, die an diastatischer Kraft dem Malz am nächsten kommen, sind auch besonders stärkereich. Andrerseits sind nicht alle erhaltenen Zahlen ohne weiteres als richtiges Maß für das diastatische Vermögen der betreffenden Blätter zu betrachten; gerade das so besonders schwach wirkende Blatt von Hydrocharis dürfte seine Stellung am Ende der Reihe am meisten seinem großen Gerbstoffgehalt verdanken; Gerbstoff macht nämlich die Diastase durch Ausfällung unwirksam. Von äußeren Einflüssen, soweit sie nicht schon früher besprochen wurden, sei noch erwähnt, daß die Diastasewirkung nach einer Angabe von Green (1897), die freilich von Emmerling (1901) nicht bestätigt wurde, durch das Licht gehemmt wird, so daß also nachts eine stärkere Verzuckerung stattfindet als am Tage. Auch die Beschleunigung, welche die Diastasetätigkeit durch Kohlensäure erfährt (Mohr 1902), muß zu einer stärkeren Zuckerbildung bei Nacht führen, denn bei Nacht enthält ja das Blatt viel mehr Kohlensäure als am Tage. Inwieweit durch solche Einflüsse die Ueberlegungen betreffs der Menge der täglichen Assimilate wesentlich beeinflußt werden, läßt sich zurzeit nicht sagen.

Durch die Diastase wird im allgemeinen, wie wir gesehen haben, aus der Stärke Maltose gebildet, d. h. ein reduzierendes Disaccharid, das bei der Hydrolyse in 2 Moleküle Dextrose zerfällt. Wir erwähnten oben (S. 171), daß durch gewisse Diastasen aus Stärke Dextrose ge-

bildet werde; da könnte es sich sehr wohl um eine der eigentlichen Diastase beigemischte Maltase handeln. Eine solche ist für die Hefe auch ganz sichergestellt, wie weit sie aber bei höheren Pflanzen vorkommt, ist unsicher. — Der Maltose steht der Rohrzucker nahe; er zerfällt durch Hydrolyse in 1 Molekül Dextrose und 1 Molekül Lävulose. Eine solche Spaltung ist auch in der Pflanze vielfach nachgewiesen. Zunächst ist auf die Keimung der Rübe hinzuweisen, wo zweifellos der Rohrzucker in Invertzucker verwandelt wird. Auch konnte das zu seiner Spaltung nötige Enzym Invertase mit genügender Sicherheit in verschiedenen Pflanzenorganen konstatiert werden (vgl. GREEN 1901), so in den Blättern von Tropaeolum, in den Knospen von Bäumen, Gerstenkeimlingen, in Pollenkörnern; man kann also an einer weiten Verbreitung der Invertase kaum zweifeln. Aber damit ist natürlich noch lange nicht gesagt, daß nicht anderwärts Rohrzucker auch direkt verwendet werden kann. Wir müssen also damit rechnen, daß eventuell außer Dextrose und Lävulose auch noch Saccharose und Maltose als wandernde Kohlehydrate auftreten, — wenn wir von anderen, wie Galaktose und Mannose etc., von denen noch wenig bekannt ist, ganz absehen.

Schon häufig ist gesagt worden, wie wenig genau wir über die Bildung stickstoffhaltiger Assimilate im Laubblatt orientiert sind. In erster Linie wird man wieder an Eiweißstoffe und Aminosäuren denken, die ja tatsächlich oft genug in Blättern gefunden werden. Die letzteren sind ohne weitere Veränderung wanderungsfähig, die ersten dürften wenigstens vielfach zuvor gespalten werden. Eine solche Eiweiß-Spaltung wird aber dadurch wahrscheinlich gemacht, daß man in verdunkelten Pflanzenteilen überall eine Anhäufung von Aminosäuren nachgewiesen hat (BORODIN 1878). Durch die Verdunkelung wird ihre Entstehung nicht beeinflußt, wohl aber wird die Rückbildung von Eiweiß aus ihnen verhindert, und so erklärt sich ihre Anhäufung. Aber auch auf indirektem Wege wird man zu der Annahme einer Eiweißspaltung geführt. Es ist nämlich bei einer Reihe von saftigen Pflanzenteilen das Vorkommen eines tryptischen Enzyms nachgewiesen, und dieses dürfte wohl das bei der Assimilation gebildete Eiweiß lösen; wenigstens ist zurzeit keine andere Bedeutung desselben bekannt. Am genauesten untersucht ist ein Trypsin, das sich in der Frucht der Ananas findet und das von CHITTENDEN (vgl. GREEN 1901, 198) den Namen Bromelin erhalten hat. Es wirkt sehr energisch lösend auf Fibrin wie auf Eieralbumin; unter den Reaktionsprodukten sind Peptone, Leucin und Tyrosin nachgewiesen. Wenn dieses Enzym auf die Frucht beschränkt sein sollte, würde es uns an dieser Stelle freilich nicht besonders interessieren, wo wir nach Enzymen in Laubblättern suchen. Aber auch ein anderes eiweißlösendes Enzym, das sog. Papaïn, war zuerst nur in der Frucht des Melonenbaumes bekannt, bis WURTZ (1879) bei genauerer Untersuchung es auch in den Blättern auffand; so vermuten wir, daß auch das Bromelin in den Vegetationsorganen der Ananas noch aufgefunden werden dürfte. Weiter sind tryptische Enzyme noch im Preßsaft mancher Agaveblätter, im Saft der Feige (Ficus carica), endlich in Anagallis arvensis aufgefunden worden (Lit. GREEN 1901, 212; vgl. auch FERMI und BUSCAGLIONI 1899). Gegenüber der zweifellos ganz generellen Verbreitung der Diastase sind also die Angaben über das Vorkommen von Proteasen noch sehr spärlich.

Nach den Erfahrungen, die wir in dieser und in der vorhergehenden Vorlesung gemacht haben, werden in den Reservestoffbehältern zu bestimmten Zeiten die Reservestoffe „mobilisiert", d. h. sie werden aus einer unlöslichen oder nichtdiffundierenden Form in eine lösliche und diffusible Form gebracht. Die Bedeutung dieser Veränderung liegt darin, daß jetzt diese Stoffe von Zelle zu Zelle wandern können, und solche Stoffwanderungen von den Ablagerungsstätten nach den Orten des Verbrauches sind in der Pflanze ungemein verbreitet. Für die Kohlehydrate des Laubblattes ist der Nachweis der Auswanderung außerordentlich leicht zu führen, und es ist auch schon mehrfach auf diesen Prozeß hingewiesen worden. Man kann häufig beobachten, daß ein am Abend mit Stärke erfülltes Blatt am nächsten Morgen, nach einer warmen Nacht, stärkefrei ist, wenn es an der Pflanze geblieben ist, daß es aber nach dem Abschneiden seinen Gehalt an Kohlehydraten während der Nacht nur wenig verändert. Das beweist ganz klar die Existenz einer nächtlichen Auswanderung der Kohlehydrate im normalen Laubblatt. Aber auch am Tage steht diese Auswanderung nicht still.

Schwieriger ist der Nachweis einer Auswanderung stickstoffhaltiger Stoffe aus dem Laubblatt. Eingehende Untersuchungen über diese Frage scheinen nicht vorzuliegen. Es hat zwar KOSUTANY (1897, man vgl. CZAPEK, Biochemie, II, 209) sorgfältige vergleichende Studien über den Gehalt der Rebenblätter an N-Substanzen am Nachmittag und am Morgen vor Sonnenaufgang gemacht; leider hat er aber seine Berechnungen nicht auf gleiche Blattflächen, sondern auf gleiches Trockengewicht bezogen; er fand auf 100 g Trockensubstanz:

	Gesamt-N-Substanz	Eiweiß	Nichteiweiß
Am Nachmittag	3,537	3,199	0,338
Am frühen Morgen	3,621	3,385	0,236

Er will aus diesen Zahlen den Schluß ziehen, im Laufe der Nacht finde eine Eiweißbildung aus Nichteiweiß (Salpetersäure, Aminosäuren) statt, und der Gesamtstickstoff nehme zu. Dieser Schluß scheint uns aber nicht stichhaltig. Wir wollen versuchen, seine Angaben einer Umrechnung auf gleiche Blattflächen zu unterziehen, indem wir die von SACHS gefundenen Werte für den Gewichtsverlust der Blätter von Helianthus und Cucurbita während der Nacht zu Grunde legen.

	am Abend	am Morgen
1 qm Helianthus (Trockensubstanz) wiegt	80,44 g	70,80 g
1 „ Cucurbita „ „	59,92 „	51,22 „
Zusammen	140,36 g	122,02 g
Also im Mittel 1 qm Blatt-Trockensubstanz:	70,00 g	61,00 g

Wenn 70 g trockene Blattmasse am Abend die gleiche Fläche einnehmen wie 61 g am Morgen, dann entsprechen 100 g am Abend 87 g am Morgen; mit anderen Worten, eine bestimmte Blattfläche verliert durch Auswanderung an Assimilaten während der Nacht 13 Proz. ihres Trockengewichtes. Nehmen wir für die Rebe in KOSUTANYS Versuchen, um mit runden Zahlen zu rechnen, bloß einen Verlust von 10 Proz. an, so entsprechen 100 g am Nachmittag 90 g tsubstanz am Morgen: somit wäre auf gleiche Blattflächen be- KOSUTANYS Tabelle in folgende Form zu bringen:

	Ges.-N-Substanz	Eiweiß	Nichteiweiß
timmte Blattfläche enthält nachm.	3,539	3,199	0,338
Blattfläche enthält morgens	3,259	3,047	0,212

Bei einer solchen Kalkulation wäre also auf Auswanderung stickstoffhaltiger Substanz während der Nacht und nicht auf deren Zunahme im einzelnen Blatt zu schließen, und man müßte sich vorstellen, daß sowohl Eiweiß als Aminosäuren sich an der Auswanderung beteiligen, erstere vermutlich nach stattgehabter Hydrolyse. Eine experimentelle Bestätigung unserer auf etwas unsicherer Basis stehenden Beweisführung wäre aber gewiß sehr wünschenswert.

Zu erwähnen haben wir, daß außer dieser täglichen auch gelegentlich noch eine andere Ableitung von Nährstoffen aus den Laubblättern stattfindet. Einmal funktionieren nämlich die immergrünen Blätter häufig als Reservestoffbehälter und entleeren sich im Frühjahr gerade so wie die Kotyledonen des Keimlings; dann aber treten auch aus dem Laubblatt, ehe es abstirbt, gewisse Stoffe in die überlebenden Teile der Pflanzen zurück. Man hat diese Stoffbewegung lange Zeit stark überschätzt, bis WEHMER (1892) zeigte, daß sie in keiner Weise bewiesen ist. Neuerdings haben aber RAMANN (1898) bei Waldbäumen, sowie FRUWIRTH und ZIELSTORFF (1901) für den Hopfen gezeigt, daß tatsächlich N, H_3PO_4 und K im Herbst aus den Blättern auswandern. Eine sehr große Bedeutung kann aber diesen Vorgängen kaum zukommen; deshalb möge diese kurze Notiz genügen.

Mit dem Nachweis einer Stoffauswanderung aus anderen Reservestoffbehältern wollen wir uns hier nicht aufhalten. Es ist zum Teil schon bei anderer Gelegenheit auf dieselbe hingewiesen worden, auch kommen wir im weiteren Verlauf unserer Untersuchung ganz von selbst noch auf sie zurück, wenn wir uns jetzt dazu wenden, die Ursachen der Stoffwanderung näher ins Auge zu fassen und dann die Wege festzustellen, auf denen sie sich vollzieht.

Zunächst ist auf einige rein physikalische Ursachen der Stoffwanderung hinzuweisen. Schon bei Besprechung der Samenkeimung ist der Untersuchungen von HANSTEEN und PURIEWITSCH gedacht worden, und dabei mußte ein Grundprinzip jeder Stoffwanderung in der Pflanze besprochen werden: die Diffusion. Ob dieselbe von Zelle zu Zelle, oder aus der Zelle in ein Außenmedium erfolgt, das ist ganz gleichgültig; notwendig für das Eintreten der Diffusion ist nur, daß die Lösung eines Körpers an zwei Punkten einen Konzentrationsunterschied besitzt. So sahen wir, daß beim Eintauchen der Grasendosperme in eine große Wassermenge allmählich deren vollkommene Entleerung erfolgt, während eine kleine Wassermenge bald so viel Zucker enthält, daß ein Diffusionsgefälle nicht mehr gegeben ist; mit dem Mangel an Ableitung des aus Stärke gebildeten Zuckers aber hört auch die Hydrolyse der Stärke auf, das Endosperm bleibt gefüllt. Ferner wurde erwähnt, daß die Entleerung noch schneller als durch Verwendung einer kleinen Wassermenge durch Eintauchen der Reservestoffbehälter in eine Zuckerlösung sistiert wird. Die gleiche Art der Entleerung fand PURIEWITSCH außer bei den Endospermen auch bei isolierten Kotyledonen, bei Knollenwurzeln, Rhizomen, Zwiebeln und sogar bei Zweigen. Vielleicht wird es auch bei geeigneter Versuchsanstellung gelingen, ein isoliertes, mit Assimilaten erfülltes Laubblatt zur Entleerung zu bringen. Mit den genannten Reservestoffbehältern gelang auch ein anderer, für das Prinzip der Stoffwanderung höchst wichtiger Versuch, für den sich die Endosperme offenbar deshalb nicht eignen, weil sie nach der Entleerung abzusterben pflegen. Wie bemerkt, kann man die Stoffableitung durch

eine Zuckerlösung von geeigneter Konzentration hindern, steigert man aber deren Konzentration, so findet nun der umgekehrte Prozeß statt, der Zucker dringt in den Reservestoffbehälter ein und wird dort zu Stärke. Die Tatsache als solche ist ja im wesentlichen dieselbe, wie die S. 127 besprochene Stärkebildung aus von außen in Laubblätter eingeführtem Zucker. Hier ist sie aber aus zwei Gründen für uns von Interesse, auf welche wir bei der früheren Gelegenheit nicht acht haben. Einmal zeigt sie uns, daß die Richtung des Stromes der Nährstoffe durch die Konzentration an zwei verschiedenen Punkten bestimmt wird. Ob Auswanderung oder Einwanderung von Stoffen in eine Zelle stattfindet, hängt wenigstens bis zu einem gewissen Grade von ihrer Umgebung ab; es kann also auch gleichzeitig an einer Zelle Aus- und Einströmen von Nährstoffen stattfinden, wenn ihre Nachbarzellen einerseits höhere, andrerseits geringere Konzentrationen desselben Nährstoffes aufweisen. Ebenso wie eine einzelne Zelle, kann dann auch ein ganzes Gewebe, das zwischen zwei anderen mit Konzentrationsdifferenz an Zucker liegt, vom Zucker durchströmt werden, solange diese Differenz erhalten bleibt. Es herrschen mit anderen Worten hier physikalische Verhältnisse, die wohl bekannt und leicht verständlich sind. — Die Wiederfüllung entleerter Reservestoffbehälter ist aber auch noch aus einem zweiten Grunde lehrreich. Sie zeigt, daß zum dauernden Bestehen des Diffusionsgefälles durchaus nicht immer eine dauernde Ableitung des gebildeten Zuckers (also eine sehr große Wassermenge in den Entleerungsversuchen) notwendig ist; die Ableitung kann auch durch Speicherung bezw. Umwandlung ersetzt werden. In der Tat wäre ja die Stoffbewegung in einen entleerten Kotyledo bald zu Ende, wenn dieser nicht die Fähigkeit hätte, den einströmenden Zucker in Stärke zu verwandeln und so für neue Mengen Platz zu schaffen. Es bedarf kaum der Erwähnung, daß das angeführte Prinzip der Diffusion: Unterhaltung eines Gefälles durch Ableitung oder Speicherung, nicht nur auf Zucker und Stärke, bei denen es bequem nachzuweisen ist, beschränkt ist, sondern daß es ebenso bei allen anderen Wanderstoffen wiederkehrt. Auch ist uns ja das Prinzip keineswegs neu, vielmehr ist es schon bei der Besprechung der osmotischen Verhältnisse der Zelle auseinandergesetzt, seiner Wichtigkeit wegen hier aber noch einmal wiederholt.

Das Diffusionsgefälle ist nun aber nicht der einzige maßgebende Faktor bei der Stoffwanderung. Ebenso wichtig ist die Permeabilität des Plasmas. Es wäre schlimm für die Pflanze, wenn alle Zellen in gleicher Weise die in ihnen aufgestapelten Reservestoffe nach außen diffundieren ließen, wie das in Puriewitschs Versuchen mit Reservestoffbehältern der Fall ist. Rasch müßte dann ein Strom von Stoffen nach den Wurzeln und von ihnen aus in den Boden gehen; die Existenz der Pflanze wäre überhaupt unmöglich. Soll die Pflanze nicht alle Reservestoffe durch Diffusion verlieren, so dürfen die Außenwandungen, die mit Wasser in Berührung stehen, die Reservestoffe nicht durchlassen. Aller Wahrscheinlichkeit nach liegt diese Impermeabilität zum Teil in der Hautschicht des Protoplasmas, zum Teil aber auch in der Zellhaut. Die Bedeutung gewisser Zellhäute für die Verhinderung von Stoffaustritt aus den Pflanzen ist in der letzten Zeit sowohl von anatomischer (A. Meyer und seine Schüler) wie von physiologischer Seite (Wächter 1905, Brown 1907) hervorgehoben worden. Aus Wächters Untersuchungen geht hervor,

daß Zwiebel und Rübe aus Schnitten, die in Wasser liegen, eine Menge von Zellinhaltsstoffen austreten lassen, während aus den intakten Organen im feuchten Boden ein nennenswerter Stoffaustritt nicht erfolgt. Es ist wenig wahrscheinlich, daß die Verwundung hier eine Veränderung der Plasmapermeabilität herbeiführt, vielmehr kann als sicher gelten, daß bei der Zwiebel die wachsbedeckte Kutikula, bei der Rübe der Kork hemmend wirkt. Da aber bei den jugendlichen Wurzeln die Zellhaut sehr permeabel ist, so muß da wohl dem Protoplasma die Aufgabe zufallen, einem Stoffverlust durch Diosmose vorzubeugen[1]).

Nun ist durch die Versuche von PURIEWITSCH, die in der letzten Vorlesung schon besprochen wurden, bekannt, daß die Permeabilität des Protoplasmas in sich entleerenden Reservestoffbehältern veränderlich ist; der Austritt von Zucker kann durch Salzlösungen gehemmt werden. WÄCHTER hat diese Verhältnisse neuerdings bei der Zwiebel genauer untersucht. Er findet, daß die Entleerung, das Austreten von Glukose und von nichtreduzierendem Zucker, überhaupt niemals eine vollständige ist, sondern zum Stillstand kommt, wenn die Innenkonzentration der Zellen einen gewissen Wert erreicht hat. Daß die Außenkonzentration ohne Bedeutung ist, zeigten sowohl Versuche mit verschieden großen Mengen von Wasser, als auch solche mit Salzlösungen; freilich war, wie bei PURIEWITSCH, eine Austrittshemmung durch Salzlösungen unverkennbar, ihre Größe zeigte indes keine Beziehung zur Konzentration der Salze. Außer Salzen hatten bei PURIEWITSCH auch Sauerstoff und Chloroform Einfluß; CZAPEK (1897) konstatierte für ein anderes Objekt, für Blattstiele, ebenfalls eine Entleerungshemmung durch Chloroform. Die Möglichkeit, daß auch Anästhetika eine Qualitätsveränderung der Plasmahaut herbeiführen, muß zugegeben werden, es ist aber auch an eine weitgehendere Beeinflussung des ganzen Protoplasmagetriebes in der Zelle zu denken, womit dann die Annahme gemacht wäre, daß die Stoffwanderung kein so einfacher Prozeß ist, wie wir bisher geglaubt haben.

Auch andere Gründe führen zu derselben Erkenntnis. Die Diffusion arbeitet viel zu langsam, um die in der Pflanze stattfindenden Stofftransporte allein leisten zu können. DE VRIES (1885) hat auf STEPHANS Berechnungen aufmerksam gemacht, wonach ein Milligramm NaCl, d. h. eines der am raschesten diffundierenden Salze, 319 Tage, also rund ein Jahr braucht, um sich aus einer 10-proz. Lösung einen Meter weit in Wasser hinein zu bewegen. Dieselbe Menge Rohrzucker würde $2^1/_2$ Jahre, Eiweiß gar 14 Jahre zum gleichen Erfolg gebrauchen. Die Langsamkeit der Diffusion kann man sehr anschaulich durch folgende Versuche dartun. Man bringt in eine lange, einseitig geschlossene Glasröhre ein gefärbtes Salz, z. B. Kupfersulfat, in fester Form und füllt Wasser oder eine nicht zu hoch konzentrierte Gelatine darüber. Die Diffusionsgeschwindigkeit ist freilich in der letzteren nicht ganz so groß wie in Wasser (NELL 1905). Nach einer Woche ist das Kupfervitriol auf eine Höhe von 5 cm, nach fünf Wochen auf 13, nach 3 Monaten erst auf 20 cm gestiegen. Kehrt man die mit erstarrter Gelatine gefüllte Röhre um, so zeigt sich, daß die Schwere keinen Einfluß auf die Diffusion

1) Nach WILFARTH (1906) soll aus einer großen Anzahl von Kulturpflanzen ein Teil der aufgenommenen Aschensubstanzen wieder in den Boden zurücktreten.

Elemente an allen Vegetationspunkten. Es ist aber zu bedenken, daß gerade die Vegetationspunkte nur sehr langsame Wachstumsänderungen erfahren und dementsprechend auch keinen Anspruch auf rasche Stoffzuleitung machen. Unterhalb von ihnen, wo lebhafteres Wachstum stattfindet, ist aber die Gewebedifferenzierung weiter vorgeschritten und finden sich Zellen, die offenbar speziell der Stoffleitung, genauer gesagt der Leitung organischer Wanderstoffe, angepaßt sind. Das sind die Siebröhren, die nicht nur durch große Längserstreckung, sondern auch durch partielle Resorption der Querwände in den Siebtüpfeln besonders zu ihrer Funktion geeignet sind. Sie bilden bekanntlich lange Stränge, die neben den Gefäßsträngen herlaufen und mit ihnen zusammen die „Gefäßbündel" konstituieren. Halten wir uns z. B. an die Entleerung eines Blattes, das tagsüber assimiliert hat, und untersuchen wir die Rolle, die die Siebröhren dabei spielen. SCHIMPER hatte (1885) einen interessanten Versuch mit Plantago gemacht, bei dem man ohne große Störungen die Gefäßbündel aus dem Blattstiel herausnehmen kann, während das Blatt mit dem Stamm in Verbindung bleibt. SCHIMPER fand nun, daß auch ein so präpariertes Blatt im Dunkeln seine Stärke in den Stamm ableiten kann, und er glaubte in den langgestreckten Zellen, die das Gefäßbündel umgeben, in der sog. „Leitscheide" die Leitungsorgane des Zuckers gefunden zu haben. Demgegenüber betont CZAPEK (1897), daß zwar an der Leitfähigkeit dieser Zellen nicht zu zweifeln sei, daß sie aber doch nicht ausgiebig genug sei, um den ganzen Stofftransport zu bewältigen; dieser soll der Hauptsache nach in den Siebröhren stattfinden. Als Beweis für seine Ansicht führt CZAPEK folgenden Versuch an: Er machte im Blattstiele von Vitis am Abend eines Sommertages Einschnitte, die die Hälfte der Gefäßbündel unterbrachen, und fand am Morgen den Teil der Lamina, der von diesen versorgt wird, noch mit Stärke erfüllt, den anderen dagegen entleert. Da in diesem Versuch nicht nur die Siebteile, sondern auch die Leitscheiden durchgetrennt waren, so kann man eigentlich keinen Beweis gegen SCHIMPERS Ansicht aus ihm schöpfen, sondern nur schließen, daß offenbar das gewöhnliche Grundparenchym des Blattstiels zur Ableitung der Assimilate nicht ausreicht, daß ferner diese Ableitung nicht in der Querrichtung sich vollziehen kann und deshalb wohl in langgestreckten Organen erfolgt (vgl. HABERLANDT, phys. Anat., CHAUVEAUD 1897). Denselben Schluß kann man aus Ringelungsversuchen mit Bäumen ziehen. Entfernt man am astlosen Stamm einen Rindenring bis auf das Holz, so wird der unterhalb desselben liegende Teil des Baumes nicht mit Stärke erfüllt; dagegen häuft sich die Stärke oberhalb der Ringelstelle enorm an. Bleibt eine schmale Brücke von Rinde erhalten, die den oberen mit dem unteren Baumteil verbindet, so strömt in ihr Stärke bezw. Zucker abwärts, verbreitet sich aber nur langsam seitlich. Bekommt eine solche Brücke aber die Gestalt einer Treppe (ㄣ), so findet keine Abwärtsleitung der Assimilate statt, da der horizontale Schenkel der Brücke nicht leitet. Im Baum kann also der Holzkörper die Assimilate nicht abwärts transportieren und in der Rinde findet die Leitung nur in der Längsrichtung statt. Dies könnte auf besonderen Fähigkeiten des Rindenparenchyms beruhen; wahrscheinlicher aber ist, daß eben die Siebröhren als Leitungsorgane funktionieren.

Nehmen wir CZAPEKS Hypothese von der Funktion der Siebröhren

für richtig an, so bekommen wir etwa folgendes Bild von der Wanderung der Kohlehydrate aus den Assimilationsorganen. Der aus der Stärke entstandene Zucker gelangt, eventuell nach Durchwanderung einiger Assimilationszellen und der Leitscheide, in die Siebröhren, deren Trockensubstanz oft zu mehr als der Hälfte aus Zucker besteht (KRAUS 1885). In ihnen kann er durch mechanische Mittel, Strömungen aller Art, rasch auf weite Entfernungen geleitet werden. Es kann also unter Umständen ein Siebröhrenstrang von mehreren Zentimetern oder Dezimetern Länge wie eine einzige Zelle funktionieren, er kann durch Diffusion am oberen Ende Zucker empfangen, am unteren abgeben; für dessen Bewegung in der Mitte scheinen aber z. B. Protoplasmaströme nicht in Anspruch genommen zu werden, da sie in Siebröhren zu fehlen pflegen (STRASBURGER 1891, 363)[1]), wohl aber kann man an Massenströmungen denken, die durch verschiedenen und wechselnden osmotischen Druck des umliegenden Parenchyms erzeugt werden. An angeschnittenen Siebröhren bemerkt man ja tatsächlich durch Druck der Nachbarzellen ein Austreten des Inhaltes. — Man darf aber durchaus nicht glauben, die Funktion eines Siebröhrenstranges sei nur in der Verbindung zweier entfernter Punkte zu suchen, in einer Verbindung nach Art einer Glasröhre. Nein, die Siebröhren stehen in ihrem gesamten Verlauf auch seitlich mit den Parenchymzellen des Siebteiles in Austausch und geben jeden Ueberfluß an Kohlehydrat an diese ab, die durch reichliche Stärkebildung sich immer wieder zur Aufnahme neuer Stoffmassen bereit machen. Das Parenchym, das an die Siebröhren sich anschließt, wirkt wieder als Reservestoffbehälter und zwar, wenn wir uns an die Bäume halten, in einem doppelten Sinn. Einmal werden in ihm, wie in allen parenchymatischen Zellen der Markstrahlen, der Rinde und des Holzes, die für das nächste Frühjahr bestimmten Reservestoffe deponiert, dann aber — und dies nicht nur im Baumstamm, sondern auch in jedem Blattstiel — wird Stärke auch als sog. transitorischer Reservestoff in dem Siebparenchym abgelagert, d. h. der Ueberschuß von einströmendem Zucker wird aus den Siebröhren weggeführt und kann zu Zeiten, wenn ein direkter Nachschub aus den Blättern etc. aufhört, Verwendung finden. Solche transitorische Stärkebildung begleitet überall die Zuckerwanderung, einerlei ob sie in Siebröhren auf weite Entfernungen oder im Parenchym auf kurze Strecken stattfindet. Nach früher Besprochenem ist diese Stärkebildung auch leicht verständlich, da sie dazu dient, das zur Erzielung von Diffusion nötige Konzentrationsgefälle zu unterhalten.

Wenn wir so in die Siebröhren die Kohlehydratwanderung verlegen, so werden damit diese Organe überhaupt zu spezifischen Leitungsorganen der organischen Wanderstoffe. Denn für die Leitung des Eiweißes hat man sie schon lange in Anspruch genommen, und hat dabei besonders auf die offene Kommunikation von Glied zu Glied als ein Moment hingewiesen, das die Fortbewegung eines schwer diffundierenden Stoffes ermöglichen muß. Wir wollen auf die Translokation des Eiweißes und seiner Spaltungsprodukte nicht näher eingehen, das wenige, was darüber bekannt ist, zeigt, daß hier ähnliche Verhältnisse wie bei den Kohlehydraten herrschen. Erwähnt werden

[1]) Es ist wohl nicht ganz leicht, eine Entscheidung zu treffen, ob in den bröhren der intakten Pflanze eine Protoplasmabewegung erfolgt oder nicht. Be-htungen an Schnitten beweisen wenig.

muß aber noch, daß auch Aschensubstanzen zum Teil in anorganischer, zum Teil auch in organischer Bindung dieselben Wege einschlagen wie Eiweiß und Zucker, nachdem sie von der Wurzel aus zunächst mit dem Wasserstrom in der Pflanze aufgestiegen und teilweise in andere Form übergeführt worden sind. Daß die Siebröhren auch durch die Milchröhren unterstützt werden können, ist nicht wahrscheinlich (Kniep 1905).

Es erübrigt noch, auf eine Erscheinung einzugehen, die in besonderer Deutlichkeit bei den Bäumen beobachtet worden ist. Wenn bei diesen im Frühjahr die Stärke gelöst wird, so hat der Zucker, um zum Ziel der Verwendung zu gelangen, oft Wege von vielen Metern oder gar mehr als hundert Meter zurückzulegen. Damit mag es zusammenhängen, daß er andere Bahnen einschlägt als sonst, daß er nicht oder nicht ausschließlich in den Siebröhren aufsteigt, sondern dem Wasserstrom in den Gefäßen folgt, ähnlich wie das ja die von der Wurzel absorbierten Bodensalze tun. Diese Tatsache ist aus Ringelungsversuchen zu schließen, wie sie schon Th. Hartig (1858) angestellt hat. Während, wie oben erwähnt, eine solche Rindenringelung die Füllung der basalen Stammteile mit Stärke verhindert, so sieht man, wenn sie nach deren Füllung im Herbst angelegt wird, im folgenden Frühjahr die ganze Stärke aus Holz und Rinde der Stammbasis verschwinden. Es kann nach A. Fischers (1890) Untersuchungen kein Zweifel mehr bestehen, daß die gebildete Glukose in dem Holzteil, und zwar in den Gefäßen, zu den austreibenden Blattorganen geleitet wird. Und da der Transpirationsstrom das nach Metern leistet, was die Diffusion vielleicht nach Millimetern oder Mikren leistet, so sieht man den Vorteil ein, den die Pflanze aus dieser Einrichtung zieht. Da in den Blutungssäften einiger Bäume auch schon Amide und Eiweiß gefunden worden sind, so darf man wohl annehmen, daß das stickstoffhaltige Material denselben Weg einschlägt wie die Kohlehydrate.

Th. Hartig und im Anschluß an ihn A. Fischer (1890) und Strasburger (1891) sind indes noch weiter gegangen. Sie behaupten, daß bei den Bäumen die Aufwärtsbewegung der Kohlehydrate im Frühjahr ausschließlich im Holzkörper erfolge, daß in der Rinde überhaupt nur Abwärtsbewegung stattfinden könne. Die Gründe, die für diese Ansicht ins Feld geführt worden sind, scheinen uns nicht ganz stichhaltig zu sein, und es wäre wohl möglich, daß erneute Versuche auch die Befähigung des Siebteils zur Leitung mobilisierter Reservestoffe nachweisen; es erscheint dies um so wahrscheinlicher, als in den Kräutern und Stauden die Gefäßbahnen für die Aufwärtsleitung der Reservestoffe gar nicht in Anspruch genommen werden sollen, und ein solch prinzipieller Unterschied zwischen holzigen und krautartigen Teilen nicht recht verständlich wäre.

Das Ziel der Wanderstoffe sind stets die Stellen der Pflanze, an denen ein lebhafter Verbrauch von Stoffen stattfindet. Je rascher an der Verbrauchsstätte die Umwandlung der zuwandernden Stoffe vor sich geht, desto größer bleibt das Diffusionsgefälle zwischen den Endpunkten der Bewegung, desto schneller erfolgt die Bewegung. Aber auch die Lösung von Reservestoffen wird beschleunigt, wenn die Ableitung der gelösten Stoffe schnell von statten geht. In der Natur sind nun ganz bestimmte Organe als Verbrauchsstätten, andere als die Lieferanten derselben gekennzeichnet. Ein Stoffbedarf findet

vor allen Dingen an allen Vegetationspunkten statt. Hier werden zwar nicht sehr große Stoffmassen in kurzer Zeit beansprucht, dafür aber findet andauernd Produktion von Zellen statt; dementsprechend sind Substanzen zur Ausbildung der Zellwand, des Protoplasmas und der Turgorstoffe so ziemlich das ganze Jahr durch nötig. Denn wenn bei einem Baum auch die Streckung der diesjährigen Triebe vielfach rasch vollendet ist und sich ganz auf Kosten vorjährigen Materials vollziehen kann, so beginnt doch schon wieder früh im Jahre die Anlage der nächstjährigen Knospen, deren Entwicklung vielfach sogar den Winter hindurch langsame Fortschritte machen dürfte. Daneben ist das Cambium im Baume tätig, das zu lang dauernder Holz- und Bastproduktion wiederum eines ständigen Zuflusses an Nährstoffen bedarf. Sodann kommt nach der Blüte die Ausbildung von Frucht und Samen und endlich die Füllung der Magazine in Wurzel und Stamm, von unten beginnend und allmählich nach oben fortschreitend. Ueberall sehen wir als wandernde Materialien die viel genannten Stoffe: Zucker, Eiweiß, Amide auftreten, überall sehen wir ferner die bekannten Reservestoffe sich transitorisch oder für längere Zeit aus ihnen bilden. Von den Bäumen unterscheiden sich die einjährigen Pflanzen nur darin, daß ihre Reservestoffablagerung auf die Samen beschränkt ist, und der Unterschied zwischen Bäumen und perennierenden Stauden liegt darin, daß bei letzteren die Reservestoffe in unterirdischen, nicht in oberirdischen Behältern deponiert werden.

Außer den normalen Reservestoffbehältern können unter Umständen auch andere Organe zur Magazinierung von Reserven verwendet werden. Wenn wir z. B. die Vegetationspunkte ganz entfernen, und dafür sorgen, daß ihre Neubildung unmöglich ist, dann können auch beliebige Stengel oder Blattteile zu Ablagerungszentren werden (vgl. die Versuche VOECHTINGS, Vorl. 26). Wenn wir Vegetationspunkte im Hungerzustand wachsen lassen, so können sie aus älteren Teilen der Pflanze Stoffe an sich reißen und zwar in solchem Maße, daß die älteren Organe absterben. Bei Dunkelkultur sieht man in der Tat häufig genug ein Wachstum der Spitze auf Kosten älterer absterbender Blätter. Das gleiche erfolgt bei Trockenkultur; ältere Teile vertrocknen, indem sie an jüngere das Wasser abgeben (PRINGSHEIM 1906). In diesen Fällen verwendet also die Pflanze den Bestand der Stoffe, die man als Baustoffe und nicht als Reservestoffe zu bezeichnen pflegt.

Wir haben jetzt, am Schlusse unserer Vorlesung und überhaupt zum Abschluß unserer Betrachtungen über Stoffwandlung und Stoffwanderung in der autotrophen Pflanze, die Veränderungen zu betrachten, die mit den Wanderstoffen an ihrem Ziele vor sich gehen. Am mannigfachsten sind diese Veränderungen jedenfalls dann, wenn die Wanderstoffe zu Bauzwecken verwendet werden. Man vergleiche nur die relativ einfachen Körper, die wandern, im wesentlichen lösliche Kohlehydrate, Aminosäuren und Mineralstoffe, mit dem komplizierten Aufbau der Zellen, die aus ihnen hervorgehen. Ueber diese Stoffmetamorphosen sind wir noch sehr wenig aufgeklärt. Verständlicher sind uns schon die Vorgänge, wenn aus den Wanderstoffen wieder Reservestoffe werden, also im ganzen dieselben Substanzen, aus denen sie hervorgegangen sind. Aber auch hier sind noch manche Fragen zu besprechen. Wenn z. B. aus der wandernden Glukose

Stärke wird, oder Reservezellulose, so kennen wir die näheren Umstände der Verwandlung nicht; wir können nur sagen, die Veränderungen sind keine sehr großen, und es ist eine Frage der Zeit, wann uns die Chemie diese Vorgänge ganz aufklären wird. Nicht so einfach ist das mit dem Eiweiß. Dies zerfällt ja, wie wir sahen, in eine ganze Reihe von Aminosäuren. Findet die Keimung am Licht statt, so kommt es zu keiner nennenswerten Anhäufung dieser Säuren, weil sie offenbar an den Verbrauchsstätten sofort wieder in Eiweiß umgewandelt werden. Läßt man aber die Samen im Dunkeln keimen, so häufen sich diese Stoffe in solchen Mengen an, daß man ihre Kristalle nach Ausfällen mit Alkohol außerordentlich leicht unter dem Mikroskop wahrnehmen kann. Im Dunkeln sind also offenbar die Bedingungen zur Eiweißregeneration nicht gegeben, und deshalb ist die Dunkelkultur stets verwandt worden, wenn es sich darum handelte, die Aminosäuren in größerer Menge zu gewinnen. Vergleicht man nun die im verdunkelten Keimling auftretenden Aminosäuren mit denen, die bei der Eiweißzerspaltung durch Säuren oder Enzyme außerhalb der Pflanze erhalten werden, so zeigen sich da mehrere auffallende Unterschiede. Betrachten wir zunächst einmal, wie das Gemisch von Aminosäuren verschiedener Pflanzen aussieht. Die folgende, ABDERHALDEN (Phys. Chemie) entnommene Tabelle belehrt uns darüber; sie gibt an, wieviel Gramm von jeder Substanz aus 100 g Eiweiß gewonnen worden sind:

	Lupinus albus (Conglutin)	Picea excelsa	Cannabis (Edestin)
Glykokoll	0,8	0,6	3,8
Alanin	2,5	1,8	3,6
Aminovaleriansäure	1,1	vorhanden	vorhanden
Leucin	6,75	6,2	20,9
Prolin	2,6	2,8	1,7
Phenylalanin	3,1	1,2	2,4
Glutaminsäure	6,5	7,8	6,3
Asparaginsäure	3,0	1,8	4,5
Tyrosin	2,1	1,7	2,1
Cystin	vorhanden	0,25?	0,25
Histidin	0,65	0,62	1,1
Arginin	6,6	10,9	11,7
Lysin	2,1	0,25	1,0
Tryptophan	vorhanden	vorhanden	vorhanden

Es zeigt sich, daß überall die gleichen Aminosäuren auftreten, doch in wechselnder Quantität; dieses Resultat erfährt kaum eine Veränderung, wenn wir auch andere Eiweißstoffe noch hinzunehmen. Die gleichen Aminosäuren — mit Ausnahme von Phenylalanin — wurden aber auch bei der Trypsinverdauung erhalten; so viel uns bekannt, fehlt es aber hier an quantitativen Angaben, die übrigens auch bei der Säurehydrolyse zum Teil mehr den Charakter von Schätzungen haben. In der etiolierten Pflanze sind diese Aminosäuren mit Ausnahme von Glykokoll und Alanin ebenfalls enthalten, aber sie treten in ganz anderen Proportionen auf, und statt der Glutaminsäure und Asparaginsäure finden sich deren Amide, das Glutamin und Asparagin. Diese Amide häufen sich vielfach sehr stark an; so kann das Glutamin, das namentlich bei Cucurbita, Ricinus und Cruciferen gefunden wurde, $2^1/_2$ Proz. der Trockensubstanz ausmachen, während das bei Papilionaceen, Gramineen und anderen Pflanzen gefundene Asparagin bis zu 20 Proz. der Trockensubstanz bildet.

Moment der Reife tritt an deren Stelle das fette Oel. Dies geschieht nicht in der Weise, daß man annehmen könnte, die Stärke werde veratmet, in Wasser und Kohlensäure umgewandelt, und Fett wandere von außen ein; vielmehr muß das Fett aus der Stärke hervorgehen, und man sieht es tatsächlich auch an unreif abgetrennten Samen auftreten, bei denen eine Einwanderung von außen unmöglich ist. So wie wir früher bei der Keimung des Samens eine Verwandlung der Fette in Kohlehydrate konstatierten, so sehen wir jetzt, daß bei der Samenreife Stärke in Fett umgewandelt wird. Vom chemischen Standpunkt aus ist diese Verwandlung eine außerordentlich tiefgreifende: die Entstehung eines sehr sauerstoffarmen Körpers aus einem relativ sauerstoffreichen. Auch ist eine damit irgendwie zu vergleichende chemische Reaktion außerhalb der Zelle noch nicht beobachtet worden. So müssen wir uns mit der Feststellung der Tatsache zur Zeit begnügen, ohne in das Wesen der Erscheinung tiefer eindringen zu können.

Auch in unseren Bäumen tritt, wenigstens vielfach, im Winter Fett auf, während Stärke verschwindet. Der nahe Zusammenhang, den man nach den Befunden FISCHERS (1890) zwischen diesen beiden Prozessen anzunehmen geneigt war, scheint aber nicht zu bestehen (NIKLEWSKI 1905, vgl. auch FABRICIUS 1905). Woher das Fett stammt, ist nicht klar; dagegen ist erwiesen, daß die verschwindende Stärke zu Zucker[1]) wird, dessen Anhäufung eine direkte Folge niederer Temperatur ist. Umgekehrt kann man jederzeit im Winter eine Stärkebildung erzielen, wenn man abgeschnittene Zweige ins warme Zimmer bringt. Eine ähnliche Erscheinung ist schon lange beim Süßwerden der Kartoffel bei Temperaturen hart oberhalb 0° bekannt (MÜLLER-THURGAU 1882). Die Bedeutung dieser Stärkebildung kann vielleicht in der Herabsetzung des Gefrierpunktes gefunden werden; ihre Ursache aber ist noch ganz unbekannt; auf die Eigenschaften der Diastase läßt sie sich jedenfalls nicht zurückführen. Inwieweit durch die Beobachtungen NIKLEWSKIS an Bäumen auch unsere Vorstellungen über die Fettbildung in Samen und ihre Beziehung zu Kohlehydraten modifiziert werden müssen, läßt sich noch nicht absehen.

Außer in den angeführten Reservestoffbehältern finden sich namentlich auch in Früchten weitgehende Veränderungen der abgelagerten Stoffe; auf diese gehen wir aber nicht ein (vgl. z. B. GERBER 1896, LECLERC 1905).

Wir haben jetzt die Verwandlungen einiger organischer Verbindungen in der grünen Pflanze kennen gelernt; jedoch haben wir nur eine verhältnismäßig geringe Anzahl von chemischen Substanzen ins Auge gefaßt, nämlich die Eiweißkörper, die aus ihrer Zerspaltung resultierenden kristallinischen N-haltigen organischen Stoffe, die Fette und Kohlehydrate; — (mit den organischen Säuren werden wir uns erst in einer der nächsten Vorlesungen beschäftigen). Es gehören keine eingehenden chemischen Kenntnisse dazu, um zu wissen, daß damit der Reichtum an organischen Verbindungen in der Pflanze auch nicht entfernt angedeutet ist. Man braucht nur an die Gerüche zu denken, die zahllosen Pflanzen eigentümlich sind, um sofort eine sehr

---

1) Nach LECLERC 1904 sollen auch ziemlich reichlich Hemizellulosen in Form von Wandverdickungen während des Winters entstehen.

große Gruppe von Stoffen weiter Verbreitung vor Augen zu haben: die ätherischen Oele, Harze etc. Weiter erinnern wir an die Farben, die namentlich in der Blütenregion in bunter Mannigfaltigkeit aufzutreten pflegen, aber auch in den Vegetationsorganen nicht nur durch das Chlorophyll vertreten zu sein brauchen. Schließlich nennen wir noch als Substanzen, denen viele Pflanzen ihre Gift- oder Heilwirkung verdanken, die Glykoside und Alkaloide. Wenn solche Stoffe in einer bestimmten Pflanze immer wieder in gleicher Weise aufzutreten pflegen, so müssen sie so gut wie Zucker, Eiweiß etc. Stoffwechselprodukte sein, und es muß auch bei ihnen die Frage erhoben werden: „wie bilden sie sich, was wird aus ihnen, und was für eine Bedeutung haben sie für die Pflanze"? Wenn wir auf diese Fragen bei der Besprechung des Stoffwechsels der grünen Pflanze nicht eingegangen sind, so geschah das, nicht weil sie interesselos wären, sondern weil die bisherigen Untersuchungen noch durchaus zu keinem, auch nur einigermaßen abschließenden Resultat gekommen sind. Von vielen der genannten Stoffe wissen wir, daß sie im Stoffwechsel der Pflanze nicht weiter verwendet werden, man kann sie somit als wertlose Endprodukte, als Abfallprodukte betrachten. Eine solche rein chemische Auffassung ist aber zweifellos einseitig. Auch die Zellmembran findet in der Mehrzahl der Fälle im „Stoffwechsel" keine weitere Verwendung, und dennoch wird sie niemand als „Abfallprodukt" betrachten wollen, da sie für das Leben des Organismus von größter Wichtigkeit ist. Aehnliche Beispiele ließen sich noch in Menge beibringen; es folgt aus ihnen, daß auch die sog. „biologische" Bedeutung der Stoffe Beachtung fordert, und eine solche ist gerade für Riechstoffe, Farbstoffe, Alkaloide und Glykoside etc. vielfach gesucht und mit geringerem oder größerem Glück auch gefunden worden. Ein Eingehen auf diese Seite unserer Frage würde uns hier zu weit vom eigentlichen Thema abführen, und deshalb müssen wir uns mit dieser Andeutung begnügen.

— — —

Vorlesung 14.

Stoffwechsel der Heterotrophen.

Wir verlassen jetzt die autotrophe Pflanze und wenden uns zur Betrachtung der heterotrophen; dieser geht das Vermögen, aus Kohlensäure Kohlehydrat zu bilden, eventuell auch die Fähigkeit, aus Nitraten oder Ammoniak Eiweiß herzustellen, ab. Sie ist auf vorgebildete organische Substanz angewiesen — in der Natur also auf eine Nahrung, die von anderen, nämlich autotrophen Pflanzen herrührt. Der so definierte Gegensatz scheint indes schroffer, als er in Wirklichkeit ist. Denn einmal sind ja bei der autotrophen Pflanze Beziehung auf Kohlenstofferwerbung nur ganz bestimmte Teile, chlorophyllhaltigen, wirklich autotroph, während alle unterirdischen ne, aber auch der Stamm, ferner alle wachsenden Teile, die

Vegetationspunkte, die Keimpflanzen etc., durchaus auf vorgebildete organische Substanz angewiesen, also heterotroph sind. Es kommt dann weiter in Betracht, daß auch das Laubblatt, also das spezifische Organ der autotrophen Ernährung, unter gewissen Bedingungen ausschließlich aus Assimilaten benachbarter Blätter aufgebaut werden kann (Jost 1895). Bei künstlicher Zufuhr von organischen Verbindungen ist es bisher nur in sehr beschränktem Maße gelungen, ein Wachstum höherer Pflanzen im Dunkeln zu erzielen (Laurent 1903, Lefèvre 1906). Woran das liegt, wissen wir nicht. Niedere Pflanzen wachsen, auch wenn sie zur Kohlensäureausnutzung eingerichtet sind, doch häufig in Dunkelkultur auf Kosten von Glukose und Pepton (oder anderer Stickstoffquellen) ganz vortrefflich (gewisse Algen nach Artari 1904, Pampaloni 1905). Ja manche von diesen Formen nähern sich habituell bei ausschließlich organischer Nahrung durch Chlorophyllverlust den rein heterotrophen Pilzen (Euglena, Zumstein 1899; Chlorella variegata, Beijerinck 1904 u. a.).

Wenn also der Gegensatz zwischen autotrophen und heterotrophen Organismen nicht so grundsätzlich ist, wie er zunächst klingt, so werden wir auch bei Besprechung der Ernährung und des Stoffwechsels der Heterotrophen nichts prinzipiell Neues erwarten dürfen. Dennoch ist es berechtigt, den Heterotrophen eine besondere Behandlung zuteil werden zu lassen, da sie in vielen Beziehungen eigenartige Verhältnisse aufweisen, auch für das Studium mancher Fragen ungleich besser geeignet sind als die Autotrophen.

Nicht selten geben schon äußere Merkmale, die Gestalt der Pflanze und ihre Lebensweise, bestimmte Kriterien ab, aus denen man entnehmen kann, ob sie sich autotroph oder heterotroph ernährt. Da die Zerlegung der Kohlensäure an das Vorhandensein von Chlorophyll gebunden ist, so wird man aus dem Fehlen dieses Farbstoffes schon auf ein Bedürfnis des Organismus nach organischer C-haltiger Materie schließen können. Und in der Tat hat das Experiment bei der großen Mehrzahl von Bakterien und Pilzen diesen Schluß bestätigt. Andrerseits erweckt das konstante Vorkommen eines Organismus in Substraten, die reich an organischer Substanz sind, den Verdacht der heterotrophen Lebensweise, auch wenn Chlorophyll ausgebildet wird. Es kann ja ein Bedürfnis nach organisch gebundenem Stickstoff, nach organisch gebundenem Schwefel, Phosphor oder anderen Aschenbestandteilen vorliegen, es braucht sich durchaus nicht immer gerade um den Kohlenstoff zu handeln. Am auffallendsten ist es zweifellos, wenn als „an organischer Substanz reiches Substrat" ein lebendiger anderer Organismus, Tier oder Pflanze dient, wenn also die Lebensweise eine parasitäre ist. Ein ganzes Heer von Pilzen, doch auch vereinzelte höhere Pflanzen, z. B. Lathraea, Orobanche, zeigen auf diese Weise die heterotrophe Lebensweise an; auch fehlt ihnen meistens das Chlorophyll. Ein farbloser Parasit muß sich aber in seiner Ernährung offenbar ähnlich verhalten wie ein farbloses Organ, z. B. die Wurzel, einer autotrophen Pflanze. Man sollte daher glauben, es sei zweckmäßig, an unsere Betrachtung der autotrophen Pflanzen gleich die der Parasiten anzureihen. In Wirklichkeit wissen wir aber gerade über die Ernährung dieser ganz besonders wenig und sind viel besser über das Verhalten gewisser Schimmelpilze und Bakterien unterrichtet, die auf toten organischen Stoffen vorkommen. Während die Parasiten stets auf ganz bestimmte Pflanzen, oft auf eine einzelne

Spezies oder Rasse angewiesen sind, können viele S a p r o p h y t e n -- so nennen wir heterotrophe Organismen, die von totem organischem Material leben — mit höchst verschiedenen Substraten auskommen und eignen sich deshalb ausgezeichnet zu einem näheren Studium der Nährstoffe, die ihnen das Leben ermöglichen. Mit solchen Pflanzen, speziell mit ihrem Bedürfnis an organischer C-haltiger Substanz beginnen wir.

Das Bedürfnis der Schimmelpilze an Aschensubstanzen wurde früher schon berührt. Es genügt also, hier daran zu erinnern, daß im wesentlichen die gleichen Stoffe, die eine höhere Pflanze bedarf, auch für Schimmelpilze nötig sind; ein Unterschied besteht zwischen beiden hauptsächlich in dem einen Punkt, daß die Pilze ohne Ca auskommen, das die höheren Pflanzen nicht entbehren können. Um die C-Quellen unserer gewöhnlichen Schimmelformen zu studieren, stellen wir eine Nährlösung her, die neben Aschensubstanz etwa noch salpetersaures Ammoniak zur Deckung des Stickstoffbedarfes enthält, setzen dieser Lösung verschiedene C-haltige Stoffe zu und bringen einige Sporen von Aspergillus niger oder Penicillium glaucum darauf. Aus dem Gedeihen der Pilze können wir Rückschlüsse auf den Nährwert der C-Quelle machen, wir können z. B. mit Leichtigkeit feststellen, daß Zucker ein sehr guter Nährstoff ist, daß dagegen manche Säuren, wie Ameisensäure oder gar Oxalsäure sehr schlecht oder gar nicht zu ernähren vermögen. Umfassende Studien in dieser Hinsicht verdanken wir namentlich PASTEUR (1860 und 1862), NÄGELI (1879, 1882), REINKE (1883), sowie zahlreichen neueren Forschern. Sie haben festgestellt, daß tatsächlich eine außerordentlich große Menge von C-Verbindungen den Schimmelpilzen als Nährstoffe dienen können, nämlich: Kohlehydrate, Alkohole, organische Säuren — und zwar aus der Fettreihe wie aus der Benzolreihe (Chinasäure), -- Fette, Pepton, Eiweiß. Aus diesen Substanzen bilden die Pilze zunächst einmal die Stoffe, die bei der grünen Pflanze durch Assimilation der Kohlensäure gebildet werden, die Zucker. Diese können demnach einerseits durch Aufbau aus organischen Säuren, andrerseits durch Abbau aus Eiweiß gebildet werden. In beiden Fällen kann man von einer C-Assimilation des Pilzes reden. Wenn aber der Kohlenstoff schon in Form von Zucker geboten wird, so fällt der erste Prozeß der Assimilation weg und es treten nur die w e i t e r e n Veränderungen ein. — In der Befähigung, organische Kohlenstoffverbindungen zu assimilieren, bestehen weitgehende Differenzen unter den Schimmelpilzen. Um ein Bild von ihnen zu geben, wollen wir einige Beispiele anführen, in denen die Stoffe nach ihrem Nährwert in absteigender Folge angeordnet sind.

NÄGELI (1882) gibt für Schimmelpilze im allgemeinen folgende Reihe an: 1. Zucker, 2. Mannit, Glyzerin, Leucin, 3. Weinsäure, Zitronensäure, Bernsteinsäure, Asparagin, 4. Essigsäure, Aethylalkohol, Chinasäure, 5. Benzoesäure, Salicylsäure, Propylamin, 6. Methylamin, Phenol.

PFEFFER (Phys. I, 372) hat diese Reihe, neueren Erfahrungen entsprechend, in folgender Weise umgeordnet: 1. Zucker, 2. Pepton, 3. Chinasäure, 4. Weinsäure, 5. Zitronensäure, 6. Asparagin, 7. Essigsäure, 8. Milchsäure, 9. Aethylalkohol, 10. Benzoesäure, 11. Propylamin, 12. Methylamin, 13. Phenol, 14. Ameisensäure.

DUCLAUX (1885, 1889) findet speziell für A s p e r g i l l u s: 1. Dextrose, 2. Rohrzucker, 3. Laktose, 4. Mannit, 5. Alkohol, 6. Essigsäure, [illegible]usäure, 8. Buttersäure.

[illegible]llich findet WENT (1901) für Monilia sitophila folgende Reihe:

Kohlehydrate, Essigsäure, Mannit, Glyzerin, Milchsäure, Aepfelsäure, Aethylalkohol, Aethylacetat, Weinsäure; eine Anzahl anderer Säuren sind schlechte Nährstoffe, Ameisensäure und Benzoesäure können gar nicht verwertet werden.

Eine Anführung weiterer Beispiele hätte keinen Zweck, denn ein Vergleich der Resultate verschiedener Autoren ist zurzeit leider nicht erlaubt, da gewisse Einflüsse, auf die wir jetzt zu sprechen kommen, nicht gleichmäßig beachtet worden sind. So kann z. B. die Nährfähigkeit einer bestimmten C-Substanz vom Alter des Pilzes abhängen; es kommt nicht selten vor, daß bei der Keimung höhere Ansprüche gestellt werden als später: Aspergillus keimt z. B. auf Laktose und Mannit ganz schlecht, während eine etwas ältere Pflanze mit diesen Stoffen gut weiter wachsen kann. In zweiter Linie ist auch die Reaktion des Substrates zu beachten; in dieser Beziehung macht sich vor allen Dingen ein Unterschied zwischen den Schimmelpilzen und Bakterien geltend. Erstere lieben schwach saure, letztere schwach alkalische Lösungen. In beiden Fällen wirkt aber ein Uebermaß der freien Säure bezw. des freien Alkalis entwicklungshemmend. — Auch die Qualität des N-Materials hat Einfluß auf die Nährtüchtigkeit einer bestimmten C-Quelle. So ist z. B. die Glukose die beste C-Quelle für Monilia sitophila, wenn Pepton zur Deckung des N-Bedarfes dient; gibt man aber statt Pepton Asparaginsäure, so ist Rohrzucker der Glukose bei weitem überlegen (Went 1901). Daß auch die Konzentration der Nährlösung von Wichtigkeit ist, versteht sich eigentlich von selbst, doch haben gerade die Schimmelpilze eine wunderbare Fähigkeit, sich hohen Konzentrationen anzupassen, wie sie sich nur noch bei keimenden Pollenkörnern wiederfindet (Correns 1889, Molisch 1893). Die Anpassung erfolgt in der Weise, daß der Innendruck der Zellen in dem Maße steigt, als der Außendruck im Kulturmedium wächst (Vorl. 32). — Umgekehrt wie die Schimmelpilze verhalten sich manche Wasserbakterien, die gerade an ganz schwache Zuckerkonzentrationen angepaßt sind (Kohn 1906). — Neben der osmotischen Wirkung kann dann noch eine Giftwirkung der Nährstoffe in Betracht kommen, und diese liegt bei verschiedener Konzentration; so pflegen 10 Proz. Alkohol die Schimmelpilze im allgemeinen zu schädigen, während 2—4 Proz. meist ernährend wirken. Viel tiefer liegt das Maximum bei der Buttersäure, nämlich schon bei ca. 0,4 Proz. Auch hier verhalten sich begreiflicherweise verschiedene Organismen wieder verschieden, und eine bestimmte Spezies vermag bei allmählicher Steigerung schließlich eine Konzentration zu ertragen, die bei plötzlicher Einwirkung unbedingt tödlich ist (vgl. Meissner 1902).

Zum Schluß erwähnen wir noch den Einfluß der Temperatur. Wie Thiele (1896) nachweisen konnte, liegen die Maxima der Temperatur für das Wachstum von Penicillium je nach dem angewandten Nährstoff verschieden hoch; auf Traubenzucker kommt seine Entwicklung bei 31°, auf Ameisensäure bei 35° und auf Glyzerin erst bei 36° zum Stillstand. Daraus folgt, daß bei einer höheren Temperatur die Ameisensäure einen größeren Nährwert besitzt als die Glukose, während sie bei gewöhnlicher Temperatur ungefähr die schlechteste, die Glukose die beste C-Quelle darstellt.

Auf alle die angedeuteten und noch manche andere Gesichtspunkte müßte eine erneute Untersuchung Rücksicht nehmen, wenn sie zu wahrhaft vergleichbaren Resultaten über den Nährwert ver-

inaktiver Traubensäure und konnte nachweisen, daß diese durch den Organismus in Rechts- und Linksweinsäure gespalten wird, und daß dann zunächst nur die Rechtsweinsäure verzehrt wird. Aehnliche Beispiele sind seither zahlreich bekannt geworden (PFEFFER 1895; Zusammenfassung bei EMMERLING in LAFAR, Mykologie, I, 429), und es hat sich gezeigt, daß viele, aber nicht alle Organismen bestimmte optisch aktive Stoffe bevorzugen. So existiert z. B. ein Bakterium, das sich gerade umgekehrt verhält wie Penicillium, das also die Linksweinsäure bevorzugt (PFEFFER 1895), während Bacillus subtilis kein Unterscheidungsvermögen für die beiden optischen Antipoden zu haben scheint. Entsprechendes ist bei der Fumarsäure beobachtet worden (BUCHNER 1892), die z. B. für Aspergillus und Penicillium einen guten Nährstoff abgibt, während die stereoisomere Maleinsäure fast giftig zu nennen ist; weiter seien noch die Milchsäure und viele Glukosen hier genannt, auf welch letztere wir noch bei anderer Gelegenheit zurückkommen.

So interessant diese Feststellungen auch sind, einen tieferen Einblick in die Ursachen der ungleichen Verwendungsfähigkeit nahe verwandter und der gleichen Verwendung sehr differenter Körper gewinnen wir damit doch nicht; ein Aufschluß in dieser Beziehung dürfte auch erst dann zu erwarten sein, wenn wir in die Art der Assimilation der Nährstoffe Einsicht bekommen haben. Indes sind die Erfahrungen mit stereoisomeren Körpern noch in anderer Hinsicht lehrreich. Sie zeigen nämlich, wie vortrefflich das Wahlvermögen der Pilze ausgebildet ist. Aber nicht nur zwischen Rechts- und Linksweinsäure, auch zwischen ganz anderen Stoffen weiß Aspergillus zu unterscheiden. So nimmt er z. B. aus einer Nährlösung, die neben viel Glukose auch etwas Glyzerin enthält, zunächst nur den besseren Nährstoff, die Glukose, auf. Man kann also sagen, daß durch die Gegenwart von Glukose das Glyzerin vor dem Verbrauch geschützt wird. Der umgekehrte Fall trifft aber nicht zu; die kleinsten Spuren von Dextrose werden auch bei Gegenwart von viel Glyzerin begierig aufgesogen. In ähnlicher Weise wird, wie PFEFFER (1895) zeigte, Glyzerin durch Pepton, Milchsäure durch Dextrose geschützt.

Betrachten wir nun das Stickstoffbedürfnis der heterotrophen Organismen. Wir setzten bisher im allgemeinen in unseren Nährlösungen den Stickstoff in Form von salpetersaurem Ammoniak voraus und haben somit konstatiert, daß der Stickstoff in anorganischer Bindung assimiliert werden kann. Es fragt sich nun zunächst, ob das allgemein zutrifft. Das ist nicht der Fall. Gewisse Pilze sind offenbar auch in Beziehung auf ihren N-Bedarf heterotroph, sie verlangen entweder direkt Eiweiß, Pepton, Aminosäuren, Säureamide etc., oder sie gedeihen wenigstens besser mit solchen Verbindungen, als mit anorganischen. Auf der anderen Seite gibt es aber auch Organismen, die entschieden autotroph sind, besser mit anorganisch als mit organisch gebundenem Stickstoff auskommen. Bei den vorzugsweise heterotrophen wie auch bei den vorzugsweise autotrophen Formen erhebt sich dann die weitere Frage, ob sie eine bestimmte Stickstoffverbindung den anderen in Betracht kommenden vorziehen. Eine exakte Beantwortung dieser Frage zu geben, ist auf Grund der sehr ausgedehnten aber oft widerspruchsvollen Literatur nicht einmal für den meistuntersuchten Pilz (Aspergillus niger)

möglich; noch sehr viel weniger gelingt es demnach, allgemeine Regeln aufzustellen. Immerhin scheint es uns doch auch heute noch erlaubt zu sein, die Pilze und Bakterien im Anschluß an BEIJERINCK (1890) und FISCHER (1903, S. 96) nach ihrer vorzüglichsten N-Quelle in eine Anzahl von Klassen zu bringen. Nur darf man nicht glauben, mit der Einrangierung eines Organismus in eine dieser Klassen eine allgemein gültige Tatsache auszusprechen. Der Nährwert einer Stickstoffquelle ist ja selbstverständlich von mancherlei Nebenumständen abhängig, so z. B. von der Reaktion der Nährlösung und von der gleichzeitig gebotenen Kohlenstoffquelle. Da Kulturen, in denen der Stickstoff als Nitrat gegeben ist, allmählich alkalisch zu werden pflegen, so werden Pilze, die Säuren im eignen Stoffwechsel zu produzieren vermögen, auf ihnen besser gedeihen als andere, denen diese Eigenschaft nicht zukommt. Letztere werden aber eventuell mit Nitrat auskommen, wenn man künstlich das auftretende Alkali bindet. Umgekehrt werden ammoniumhaltige Nährlösungen gewöhnlich sauer, und da nun verschiedene Pilze Säuren in ganz verschiedenem Maße ertragen können, so wird hier der „Nährwert“ der Stickstoffquelle durch den Nebenumstand der Resistenz gegen Säure bestimmt. Um ein Beispiel für den Einfluß der Kohlenstoffquelle auf die Stickstoffverwertung zu geben, erwähnen wir, daß in Versuchen A. FISCHERS (1897, S. 53) Bac. coli, subtilis und pyocyaneus bei Gegenwart von Glukose mit Nitrat auskommen konnten; war aber Glyzerin statt Glukose gegeben, so gedieh nur noch B. pyocyaneus mit Nitrat, während die anderen dann unbedingt Ammoniak zur Deckung ihres N-Bedarfes beanspruchten. Diese Vorbemerkungen schränken den Wert der nun folgenden Klassifizierung sehr ein. Nach der günstigsten Stickstoffquelle können wir die Pilze und Bakterien folgendermaßen einteilen:

1. Nitrogenorganismen: sie ziehen den elementaren Stickstoff der Luft jedem anderen N-Material vor. Ueber sie wird in Vorl. 18 berichtet werden.

2. Nitratorganismen: sie gedeihen mit Salpetersäure ebensogut oder besser als mit anderen Verbindungen. Hierher gehören von Schimmeln: Alternaria tenuis, Mucor racemosus, Aspergillus glaucus (LAURENT 1889), Monilia candida (WENT 1901); von Bakterien: Faecesbakterien (JENSEN 1898), Bac. pyocyaneus und fluorescens.

3. Nitritorganismen: BEIJERINCK (1893) hat für Bac. perlibratus gezeigt, daß er am besten mit Nitrit gedeiht; entprechendes berichten für gewisse Pilze WINOGRADSKI (1899) und RACIBORSKI (1906).

4. Ammoniakorganismen: sie zeigen eventuell auch mit Nitraten Entwicklung, aber sie werden doch durch Ammoniak sehr gefördert. Hierher gehören z. B. Eurotiopsis, Aspergillus niger, Soorpilz, Hefe und Bacillus subtilis. Für den Soorpilz wird angegeben (LINOSSIER 1890), daß er Salpetersäure gänzlich verschmäht und mit Aminosäuren schlechter auskommt als mit Ammoniak; Harnstoff soll noch schlechter wirken als Aminosäuren.

5. Aminoorganismen: Bacillus perlibratus, Bac. typhi, Rhizopus oryzae gedeihen mit Asparagin besser als mit NH_3. Andere Aminosäuren scheinen ähnlich zu wirken.

6. Peptonorganismen: Mit Asparagin oder Ammoniak tritt ein Wachstum ein; auch Eiweiß kann das Pepton nicht er-

setzen. Bac. Anthracis, Bac. proteus; Milchsäurebakterien (Beijerinck 1901).

7. Eiweißorganismen: Micrococcus Gonorhoeae und Bacillus Diphtheriae verlangen Eiweiß, kommen auf Pepton oder anderen N-Substraten nicht aus; sie leben freilich auch in der Natur nur als Parasiten und gehören, streng genommen, nicht hierher.

Ueber den Vorgang der Eiweißbildung aus einfacheren Stickstoffverbindungen ist nichts bekannt. Man wird annehmen dürfen, daß auch hier zunächst Aminosäuren formiert werden, die dann zu Eiweiß zusammentreten. In der Tatsache, daß Amide (Harnstoff, Acetamid. Shibata 1904) und Aminosäuren (Raziborski 1906) erst gespalten werden, und nur das entstehende Ammoniak als N-Quelle Verwendung findet, darf man nichts finden, was gegen diese Vorstellung spräche. Eiweiß kann ja nur aus vielen verschiedenartigen Aminosäuren gebildet werden; wenn aber nur eine geboten wird, so muß diese erst abgebaut werden, um die Entstehung der vielen zu ermöglichen.

Fragen wir schließlich nach einer guten Kombination von C und N, so kann diese Frage natürlich nicht generell beantwortet werden. Wenn Eiweiß oder Pepton als N-Nahrung geboten wird, so machen diese oft eine Zugabe einer besonderen C-Quelle unnötig; das gilt sogar manchmal für Asparagin. Im allgemeinen pflegte man bisher eine Nährlösung, die Pepton und Glukose enthält, als die beste zu betrachten. Demgegenüber hat Czapek (1902) gezeigt, daß die Aminosäuren für Aspergillus bei Gegenwart von Glukose besser verarbeitet werden als Pepton. Es ist aber nach manchen Angaben in der Literatur gar nicht daran zu denken, daß damit ein allgemein gültiges Gesetz gewonnen sei. Beijerinck (1891) fand z. B. für Bac. cyaneofuscus Pepton allein (als C- und N-Quelle) ungleich besser wie Asparagin und Glukose, und Went (1901) konstatierte bei Monilia, daß, bei Glukose als C-Quelle, Pepton allen anderen Stoffen überlegen ist; mit Asparagin wurde z. B. nur der dritte Teil der Gewichtsvermehrung erzielt, den Pepton gab, und Leucin war sogar schlechter als Kaliumnitrat! — Als eine besonders schlechte Kombination von C und N gelten die Ammoniumsalze der Essigsäure, Weinsäure etc.; doch gestatten sie manchen Pilzen ein langsames Wachstum. Es kann nicht unsere Aufgabe sein, ins Detail gehende Angaben über neuere Forschungen auf diesem interessanten Gebiet zu machen; man findet solche in reicher Fülle bei Benecke (Lafar, Mykologie, 1904) und in Czapeks Biochemie II.

Die Fähigkeit, mit dem verschiedenartigsten organischen Material auszukommen, in Verbindung mit dem außerordentlichen Anpassungsvermögen an hohe Konzentrationen, bedingt die Ubiquität der Schimmelpilze und biologisch verwandter Pflanzen. In erster Linie sind es tote pflanzliche Gewebe oder Pflanzensäfte, die den Schimmelpilzen die Existenz ermöglichen, und so sehen wir denn auch abgefallene Blätter, Zweige und namentlich Früchte sich alsbald mit einer Pilzdecke überziehen, wenn nur genügende Feuchtigkeit geboten ist. Aber auch tote Tiere sowie die tierischen Exkremente fallen den Schimmelpilzen anheim, sofern (wie das in Pflanzenteilen gewöhnlich der Fall zu sein pflegt), eine saure Reaktion vorhanden ist; bei alkalischer Reaktion dominieren dagegen Bakterien. Unter dem Einfluß dieser Mikroorganismen beginnt eine (später noch genauer zu verfolgende)

Zersetzung der Ueberreste höherer Organismen, die auch vielfac zur Bildung von Humus führt. Der Humus seinerseits ist wieder di Wohnstätte für eine ganze Anzahl von Pilzen, aber auch von Phan rogamen, die nach Art von Monotropa und Neottia durch Chlor phyllmangel ihre heterotrophe Ernährung kundgeben. Sehen wir vo den Phanerogamen ab, deren kompliziertere Ernährungsverhältnis uns noch später beschäftigen werden, so steht jedenfalls für die zah losen Hutpilze fest, daß sie die nötigen organischen Substanzen i Humusboden vorfinden; aber was das im einzelnen für Stoffe sin das wissen wir nicht. Daß die eigentlichen „Humussubstanzen" fü Schimmelpilze und Bodenbakterien nur als N-Quellen und nicht a C-Quellen in Betracht kommen, haben REINITZER (1900) und NIK TINSKI (1902) gezeigt. Uebrigens ist nur ein Teil des Humusstic stoffes assimilierbar. Die Möglichkeit, daß einzelne „Spezialisten doch auch den Kohlenstoff der Humine assimilieren, ist durch die Untersuchungen wohl nicht ausgeschlossen worden.

Was nun im Humus, außer den Huminen, noch für andere org nische Substanzen enthalten sind, darüber ist nicht viel bekannt, un wenn man aus ihm mit gewöhnlichen chemischen Lösungsmitteln kei brauchbaren Nährstoffe extrahieren kann, so beweist das nur wenig denn viele Pilze sind imstande, durch ausgeschiedene Enzyme lösend Wirkungen außerhalb ihrer Zellen auszuüben. Das sind zum Te wieder dieselben Enzyme, die wir schon kennen, namentlich Diasta und zuckerspaltende Enzyme, ferner Cytase und Protease. (Zah reiche andere Enzyme bei Monilia, vgl. WENT 1901.) An diese Pilzenzymen ist eine Reihe von interessanten Beobachtungen ang stellt worden, von denen wir an dieser Stelle nur auf zwei eingehe In höheren Pflanzen fanden wir Cytasen im wesentlichen nur dan wenn es sich um die Lösung von Reservezellulose handelte; di Zellulose der gewöhnlichen Zellwände blieb bei ihnen, einmal ge bildet, vollständig intakt; sie wird auch nicht vor dem Laubfall ge löst und resorbiert, es geht also der höheren Pflanze mit den ab fallenden Blättern und Aesten eine Unmenge von organische Substanz verloren. Bei vielen Pilzen aber, und zwar nicht nur dene die als „Spezialisten" auf Holz leben, wie Merulius lacrimans, de gefürchteten Hausschwamm, und anderen Holzzerstörern, sonder auch bei gewöhnlichen Schimmelpilzen hat man die Fähigkeit, Zel wände zu lösen, konstatiert (vgl. ITERSON 1904, JONES 1905 Vielfach geschieht das offenbar nur, um dem Pilz Eintritt in da Zellinnere zu verschaffen; die Lösung der Wand ist Nebensache Hauptsache ist der Gewinn von Zellinhaltsstoffen, wie Stärke et In anderen Fällen aber lebt der Pilz offenbar hauptsächlich vo der Zellulose und hat dann (CZAPEK 1899) sogar die Fähigkeit verholzte Wände auszunutzen, indem er durch ein besonderes Enzyn zuvor eine Spaltung in Zellulose und den ätherartig mit dieser ve bundenen „Holzstoff" bewirkt. Die Zellulose wird assimiliert, de Holzstoff bleibt übrig. In der Tätigkeit dieser Pilze haben wir eine Modus der Zerstörung der Zellulose in der Natur vor uns, auf eine anderen kommen wir in der Vorlesung 16 zu sprechen. Ohne solch Zerstörungen müßte unsere Erde überall mit dicken Lagen Zellulose bedeckt sein.

Eine andere Beobachtung betrifft die Ausscheidun Diastase. Bei Keimpflanzen besteht bis zum heutigen Tag d

troverse, ob Diastase überhaupt aus der lebenden Zelle auszutreten vermöge, da man vielfach annimmt, sie könne nicht durch die Membran (vgl. S. 179, Vorl. 12). Für Pilze und Bakterien kann an der Ausscheidung von Diastase durch die Zellwand hindurch gar nicht gezweifelt werden. Nun haben WORTMANN (1882), besonders aber PFEFFER (1896) und KATZ (1898) gezeigt, daß die Produktion der Diastase nicht eine ein für allemal gegebene Eigenschaft bestimmter Pilze ist, sondern daß sie durch äußere Verhältnisse befördert bezw. gehemmt werden kann. Bei reichlicher Gegenwart verschiedener Zuckerarten, nicht aber aller gutnährenden C-Quellen, wird keine Diastase gebildet; bei Penicillium z. B. genügt dazu schon eine 2-proz. Zuckerlösung. Aehnlich verhält sich auch Bacterium megatherium, während bei Aspergillus selbst 30 Proz. Zucker die Diastasebildung nur hemmen, nicht aufheben. Es wird also vielfach — aber durchaus nicht immer (WENT 1901) — die Bildung des Enzyms durch das Bedürfnis reguliert; wenn der bei Wirksamkeit des Enzyms entstehende oder vielleicht auch nur ein ihm ähnlicher Körper der Pflanze in Fülle geboten wird, dann hat sie eben das Enzym nicht nötig. Zweifellos wird auch in der höheren Pflanze die Bildung und Lösung, z. B. der Stärke, in gleicher Weise geregelt, und wir werden eine ähnliche zweckmäßige Regulation auch bei anderen Vorgängen in der Pflanze, nicht nur bei Stoffwechselprozessen, noch zu konstatieren haben.

Ohne auf die anderen Enzyme einzugehen — eine Aufzählung findet man bei H. FISCHER in LAFAR (Mykol. I, 269) — werden wir doch schon aus dem Mitgeteilten erkennen können, wie sehr der Besitz solcher extrazellulär lösend wirkender Stoffe den Schimmelpilzen etc. das Fortkommen in der freien Natur erleichtert, wo nicht immer präparierte Nährlösungen zur Verfügung stehen. Dabei handelt es sich nicht nur um lösende, sondern auch um spaltende Enzyme. Disaccharide müssen, um Verwendung finden zu können, zuvor gespalten werden, und wenn ein Organismus, wie z. B. Bac. perlibratus (BEIJERINCK 1893), keine zuckerspaltenden Enzyme besitzt, so kann er nur auf Dextrose und Lävulose gedeihen, ist aber von Maltose, Rohrzucker, Milchzucker ausgeschlossen.

Die bis jetzt betrachteten heterotrophen Pflanzen sind Saprophyten, sie leben in der Natur von toten Resten oder von ausgeschiedenen Stoffwechselprodukten der Tier- und Pflanzenwelt. In gewisser Beziehung ein Zwischenglied zwischen den später zu betrachtenden Parasiten und den behandelten Saprophyten bildet eine biologische Gruppe von Pflanzen, die man als „Carnivoren“ bezeichnen kann.

Diese viel untersuchten und noch mehr genannten carnivoren oder, wie man auch spezieller zu sagen pflegt, insektenfressenden Pflanzen erregen namentlich durch die Einrichtungen, mit denen sie sich in den Besitz der Nahrung setzen, und mit denen sie die Verdauung bewerkstelligen, das größte Interesse des Botanikers und des Laien. In rein ernährungsphysiologischer Hinsicht dagegen sind sie so sehr stufenweise mit anderen Typen verbunden, daß sie mit demselben Recht unter die Saprophyten wie unter die Autotrophen eingereiht werden könnten. An eine eingehende morphologische Beschreibung dieser Pflanzen können wir hier nicht denken; wir verweisen auf die Lehrbücher der Botanik sowie auf die speziellen

Schilderungen, besonders die GÖBELS (1891—1893) und FENNERS (
und erwähnen nur, daß zum Einfangen kleiner Tiere im wesent
drei Einrichtungen vorkommen, nämlich 1. Kannen oder äh
als Fallgruben wirkende Hohlräume: Kannen von Nepenthes (Fi
Sarraceniaceen und Cephalotus; Schläuche von Utricularia (Fig



Fig. 38. Blattkanne von Nepenthes; in ihrem Grund — aus welchem ein Stück herausgeschnitten gedacht ist — ist die von den Drüsen ausgeschiedene Flüssigkeit zu sehen, in der hineingefallene Tiere verdaut werden. Aus „Bonner Lehrbuch".

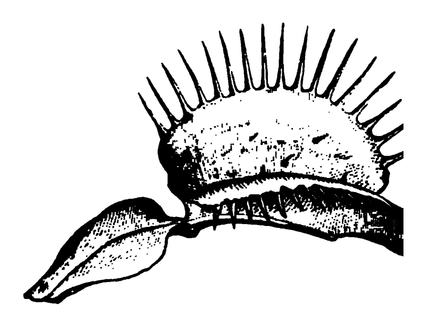


Fig. 39. Blatt von Dionaea mu
Nach Berührung der Borsten auf der O
klappen die beiden Blatthälften plötzl
sammen. Aus „Bonner Lehrbuch".

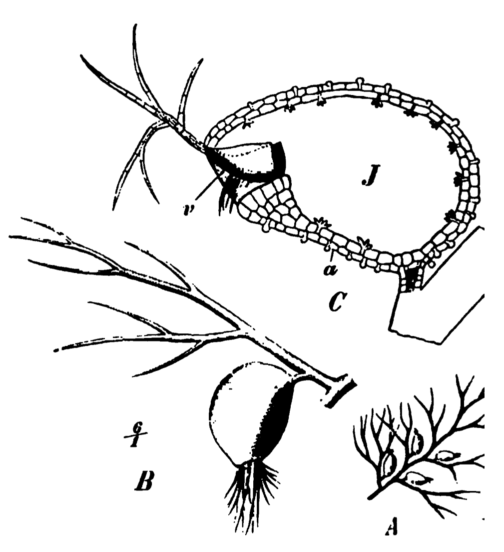


Fig. 40. Utricularia vulgaris. *A* Blattstü
Blasen, *B* Blattfieder mit einer Blase, *C* Bl
Längsschnitt (28fache Vergr.), *v* Klappe, *a* W
J Hohlraum. Aus „Bonner Lehrbuch".

2. Klappfallen, d. h. Organe, die durch aktive Bewegungen die Tiere einfangen (Dionaea [Fig. 39], Aldrovanda), 3. Klebdrüsen (Drosera [Fig. 165: Vorl. 37], Drosophyllum, Pinguicula). Auch Kombina
dieser Einrichtungen kommen vor. — In gewissen einfachen I
so z. B. in den Blasen von Utricularia, bleiben die Tiere l
Zeit am Leben, sterben anscheinend durch Hunger und fallen
der Zersetzung durch Bakterien anheim. Man wird annehmen d
daß anfangs ihre Exkremente, später ihre Zersetzungsproduk
Stickstoffquellen von seiten der Pflanze ausgenützt werden –
eigentliche „Carnivorie" liegt hier also nicht vor. Aehnliche

hältnisse treffen wir bei Epiphyten mit Wasserbehältern, so vor allen Dingen den schon früher genannten Bromeliaceen und der mit merkwürdigen Kannen versehenen Dischidia Rafflesiana; denn selbstverständlich finden sich in diesen Wasserbehältern immer auch Tiere, die absterben, und deren Endprodukte von den Pflanzen absorbiert werden können. — Ob in den Kannen von Sarracenia auch nur durch Fäulnis eine Zersetzung der gefangenen Insekten erfolgt, oder ob diese Pflanze sich den typischen Insektivoren anschließt (Fenner 1904), das bedarf noch eingehender Studien. — Die typischen Insektivoren zeichnen sich aber dadurch aus, daß sie proteolytische Enzyme, zumeist in Verbindung mit Säuren, sezernieren, wodurch sie in den Stand gesetzt werden, Eiweiß zu verdauen. Verschiedenheiten existieren wieder insofern, als bei einigen Arten die Protease und die Säure immer sezerniert wird, während der eine oder beide Stoffe bei anderen Arten erst nach Reizung, besonders chemischer Reizung durch Gegenwart verdaulicher Substanz, zur Ausscheidung gelangt. Die Sekrete scheinen vielfach geradezu antiseptische Eigenschaften zu haben, so daß an eine Mitwirkung von Bakterien bei der Verdauung der Insekten nicht gedacht werden kann.

Bei Drosera sind die eigenartigen Tentakel auf der Blattscheibe am Ende mit Drüsen versehen, die stets einen Schleim abgeben, der durch seine Klebrigkeit Insekten festhält. Wenn aber die Drüsen durch die Gegenwart von stickstoffhaltiger organischer Substanz gereizt werden, so beginnt eine sehr viel reichlichere Sekretion und jetzt läßt sich zeigen, daß das Sekret sauer reagiert und ein Enzym enthält. Letzteres ist schon vor langer Zeit im Glyzerinauszug von Blättern nachgewiesen worden. Auch bei Drosophyllum treten uns ähnliche Drüsen entgegen wie bei Drosera; doch sind nur einige von ihnen auf Tentakeln, die meisten sitzen direkt der Blattfläche auf. Wie es scheint, erfolgt hier die Sekretion von Säure und Enzym nur aus den sitzenden Drüsen und beginnt da erst, nachdem die gestielten chemisch gereizt worden sind (Fenner 1904).

Wesentlich anders liegen die Verhältnisse bei Dionaea. Im ungereizten Zustand ist das Blatt trocken, die sitzenden Drüsen, die denen von Drosophyllum analog gebaut sind, sezernieren ihren enzym- und säurehaltigen Schleim erst nach Reizung durch ein eingefangenes Insekt, dann freilich in solcher Menge, daß er zwischen den zusammenschließenden Blättern herausfließt.

Bei Nepenthes endlich wird schon in der jugendlichen, geschlossenen Kanne eine schleimige, geschmacklose Flüssigkeit von neutraler Reaktion sezerniert. Erst nach Reiz, und zwar sowohl nach mechanischem wie nach chemischem, erfolgt die Ansäuerung dieser Flüssigkeit, und jetzt ist sie imstande, eine verdauende Tätigkeit auszuüben. Nach Clautriaus (1900) Studien im javanischen Urwald erfolgt die Resorption des Eiweißes außerordentlich rasch und anscheinend ohne tiefer gehenden Abbau. Dagegen soll nach Vines (1897—1902, 1906) neben einem starken peptischen Enzym auch noch ein schwächer wirkendes Erepsin sezerniert werden, das die von ersterem gebildeten Peptone weiter abbaut.

Ob stets bei den Insektivoren diese zwei Enzyme nachweisbar sind, kann man gegenwärtig nicht sagen. Auch über die Natur der überall auftretenden Säure sind die Akten nicht abgeschlossen. Vielfach wird Ameisensäure angegeben, doch dürften auch Propionsäure,

Buttersäure und andere Fettsäuren auftreten, während vom Vorkommen anorganischer Säuren nichts bekannt geworden ist. An solche wäre aber sehr wohl zu denken, da im tierischen Organismus zu entsprechenden Zwecken Salzsäure produziert wird.

Die Produkte der Eiweißlösung werden entweder von denselben Drüsenhaaren, die das Enzym liefern, oder auch von anderen Haarbildungen absorbiert. Die Verdauung und Resorption geht oft in kurzer Zeit von statten. So sah DARWIN (1876) auf Droserablätter gelegte kleine Eiweißwürfel im Laufe von 1 bis 2 Tagen aufgelöst und die entstandene klebrige Flüssigkeit nach etwa 3 Tagen völlig resorbiert werden. In anderen Fällen, z. B. bei Drosophyllum und Nepenthes, dürfte dieser Prozeß aber noch erheblich schneller verlaufen. Es fehlt indes durchaus an vergleichenden Versuchen in dieser Hinsicht und es verdienen die chemischen Eigenschaften der Insektivoren überhaupt zweifellos eine neue und durchgreifende Bearbeitung.

Die Frage, ob die Insektivoren einen Vorteil von der Insektennahrung haben, ist schon häufig diskutiert worden. Es steht fest, daß sie auch ohne Fleischkost existieren und gedeihen können. Andererseits ist mehrfach eine fördernde Wirkung der Fütterung hervorgetreten, wenn diese in maßvoller Weise erfolgte. In den Versuchen von BÜSGEN (1888) z. B. übertraf der Zuwachs der gefütterten Utriculariasprosse den der ungefütterten um das Doppelte; für Drosera wies derselbe Autor (1883) sehr beträchtliche Erfolge der Fleischkost nach, die besonders dann hervortraten, wenn die Versuche mit der Keimung begonnen und bis zur Samenbildung fortgesetzt wurden; das Trockengewicht der Gefütterten betrug das $1^1/_2$- bis 3-fache, die Zahl der Blütenstände das Dreifache, die der Kapseln das Fünffache der Ungefütterten. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die Insektivoren in Beziehung auf die Erwerbung des Kohlenstoffes autotroph sind: sie haben ja alle reichlich Chlorophyll und gedeihen, wie bemerkt, auch ohne Fleischkost. Die fördernde Wirkung der letzteren kann also nicht wohl auf dem Gewinn organisch gebundenen Kohlenstoffs beruhen, vielmehr muß sie vom Stickstoff oder von anderen Nährsalzen herrühren. Es wäre möglich, daß die Fütterung mit Insekten nur deshalb förderlich ist, weil dadurch eine größere Menge von Stickstoffverbindungen und Aschenbestandteilen in die Pflanzen kommen, als sie aus dem Boden allein aufnehmen; wie es scheint, ist das Wurzelsystem vieler Insektivoren nur mäßig entwickelt. — Wahrscheinlicher aber ist es, daß die Qualität der durch die Blätter aufgenommenen Stoffe von Bedeutung ist. Es könnte sich also z. B. um organisch gebundenen Phosphor handeln oder um organischen Stickstoff. Im letzteren Falle, der gewöhnlich ohne näheren Beweis als der allein in Betracht kommende bezeichnet wird, muß man wohl in erster Linie an Peptone denken. Und es ist in der Tat recht wahrscheinlich, daß die Insektivoren „Peptonpflanzen" sind, d. h. daß sie mit N in Form von Pepton besser gedeihen als mit Nitrat oder Ammoniak. Es wäre wohl der Mühe wert, diese Vermutung einmal experimentell zu prüfen; einstweilen muß man sich auf Analogien stützen, und da ist es wichtig, daß es Peptonorganismen nicht nur unter den Pilzen gibt, die ohnedies auch bez[illegible] Kohlenstoffs auf organische Verbindungen angewiesen [illegible] auch unter den grünen „autotrophen" Pflanzen. B[illegible]

und ARTARI (1899) haben den Nachweis erbracht, daß gewisse Flechtenalgen (vgl. Vorl. 18) Pepton jeder anderen N-Verbindung vorziehen.

Die biologische Stellung der Insektivoren ist also zurzeit noch keine ganz sichere, doch ist ihre Einreihung unter die „Stickstoff-Heterotrophen“ wahrscheinlich begründet. Wie schon bemerkt, haben wir nun noch andere „Heterotrophe“, nämlich die Parasiten, zu besprechen. Sie sind durch mannigfache Uebergänge mit den Saprophyten verbunden. So gibt es Pilze (vgl. über diese namentlich DE BARY 1884), die für gewöhnlich saprophytisch leben, die aber doch auch die Fähigkeit haben, in lebende Organismen einzudringen und aus ihnen ihre Nahrung zu nehmen. Als Beispiele solcher „fakultativer Parasiten“ seien Penicillium glaucum und andere Schimmelpilze genannt, die in reifes Obst, zumal an Wundstellen, eindringen und dann dessen Fäulnis verursachen; ferner sei Sclerotinia Sclerotiorum angeführt, ein Pilz, der seinen ganzen Entwickelungsgang als Saprophyt durchmachen kann und tatsächlich in der Natur nicht selten durchmacht, der aber nach genügender Kräftigung auch als Parasit manche Pflanzen zu befallen vermag. Auch der entgegengesetzte Fall ist bekannt geworden, daß nämlich Pilze, die für gewöhnlich als Parasiten leben, saprophytisch ernährt werden können (fakultative Saprophyten, z. B. Phytophthora omnivora, manche Bakterien), und mit dem Fortschreiten der Forschung wird es ganz gewiß gelingen, sehr viele, wenn nicht alle Parasiten auch außerhalb ihres gewöhnlichen „Wirtes“ zu Wachstum und Vermehrung zu bringen. Die Wahrscheinlichkeit für solche Erfolge ist aber bei verschiedenen Stufen des Parasitismus verschieden groß.

Die unterste Stufe des Parasitismus nehmen solche Pilze ein, die recht verschiedenartige Pflanzen zu befallen pflegen, so z. B. die schon genannte Phytophthora omnivora, die auf Fagus, Sempervivum, Oenothereen und anderen Pflanzen schmarotzt, und Sclerotinia Sclerotiorum, die anscheinend alle saftigen Pflanzenteile befallen kann. Was diese Parasiten vor den gewöhnlichen Saprophyten auszeichnet, ist vor allem ihre Fähigkeit, in die Wirtspflanze einzudringen, deren Zellen zu töten und der Nährstoffe zu berauben. Wenn solche omnivore Parasiten einzelne Pflanzenspezies meiden, so wird man den Grund dafür hauptsächlich in ihrer Unfähigkeit, in diese einzudringen, erblicken müssen und wird nicht etwa annehmen, sie fänden in solchen Pflanzen nicht die ihnen zusagenden Nährstoffe. Denn tatsächlich beweist schon der fakultative Saprophytismus, daß diese Formen keinen Anspruch an ganz bestimmte Nährstoffe machen. — Anders ist das mit Pilzen, die auf eine einzelne Familie, Gattung, Spezies beschränkt sind, die, je exklusiver sie in der Wahl des Wirtes sind, je mehr sie auf eine einzelne Spezies als Wirt angewiesen sind, eine desto höhere Stufe des Parasitismus einnehmen. Als Beispiele seien genannt: einerseits Cordyceps militaris auf den verschiedensten Insekten; viele Uredineen und Ustilagineen auf den verschiedensten Vertretern einer Pflanzenfamilie; andrerseits Cystopus Portulacae nur auf Portulaca, Uromyces tuberculatus nur auf Euphorbia exigua, Laboulbenia Baeri nur auf der Stubenfliege etc. Gewiß wird die Beschränkung auf einen oder wenige Organismen, die als Wirt dienen, hin und wieder damit zusammenhängen, daß diese durch irgend welche Besonderheiten dem Parasiten das Eindringen erleichtern; im großen und ganzen aber wird man ein Bedürfnis nach ganz besonderen

Nährstoffen bei diesen Pilzen voraussetzen dürfen, ohne daß wir etwas Näheres über die Beschaffenheit derselben aussagen oder auch nur vermuten können.

Die Zahl der Parasiten ist unter den Pilzen eine sehr große — die Pilze sind ja überhaupt, soweit sie nicht durch besondere, später zu besprechende Fähigkeiten ausgezeichnet sind, durchaus typisch heterotroph. Unter den Phanerogamen sind Heterotrophe und speziell Parasiten seltener, die letzteren aber zeigen untereinander so viele Verschiedenheiten, daß sie unser Interesse im erhöhten Maße in Anspruch nehmen. Da ist zunächst Lathraea und Orobanche, die durch das Fehlen des Chlorophylls an die Pilze erinnern, und bei manchen ausländischen Parasiten, so namentlich den Rafflesiaceen, tritt die Pilzähnlichkeit auch noch im Bau der Vegetationsorgane zutage. Eine Verwertung der Kohlensäure ist bei diesen Pflanzen natürlich ganz ausgeschlossen, sie sind in Bezug auf Erwerbung von C, N und Aschenbestandteilen ganz auf die Wirtspflanze angewiesen, und sie haben auch im allgemeinen keine Organe, mit denen sie aus dem Boden Stoffe aufnehmen könnten. Wie sehr sie von den Wirtspflanzen abhängen, ergibt sich schon bei ihrer Keimung, die bei Lathraea und Orobanche nur dann eintritt, wenn der Same in unmittelbarer Nähe einer Wurzel der Wirtspflanze sich befindet; es müssen offenbar bestimmte, von der Wurzel ausgehende Stoffe sein, welche die Keimung hier auslösen (Vorl. 25). In dieselbe Gruppe von phanerogamen Parasiten gehört auch Cuscuta; sie ist ohne Wirtspflanze nicht lebensfähig, obwohl sie Chlorophyll enthält[1]). Vermutlich ist ihr Chlorophyll auch funktionstüchtig, doch dürften die Assimilate der Q u a n t i t ä t nach nicht genügen, um das Leben der Pflanze zu erhalten. Wir müssen die Befähigung zur Chorophyllbildung als ein Zeichen dafür betrachten, daß Cuscuta von chlorophyllhaltigen Pflanzen abstammt; möglicherweise verliert sie die Fähigkeit, Chlorophyll zu bilden, mit der Zeit ganz, wie Lathraea. Nötig ist das freilich nicht, denn eine ganze Reihe von Phanerogamen hat bei dem Uebergang zur parasitären Lebensweise das Chlorophyll nicht eingebüßt, so manche Scrophularineen (Euphrasia, Rhinanthus, Bartsia, Tozzia), Santalaceen (Thesium) und Loranthaceen (Viscum, Loranthus). Von diesen Pflanzen sind namentlich die Rhinanthaceen genauer untersucht. (HEINRICHER 1897 u. f.) Sie sind in ihrer Keimung — mit Ausnahme von Tozzia — nicht von dem Vorhandensein einer Wirtspflanze abhängig und können überhaupt auch ohne Wirt vielfach eine gewisse Entwicklung erfahren. Am weitesten fortgeschritten im Parasitismus und deshalb am unselbständigsten ist Tozzia; das andere Extrem bilden einzelne Spezies der Gattung Euphrasia (E. odontites, E. minima), die auch ohne Wirt zur Blüte und Fruchtbildung gelangen können, während z. B. Euphrasia Rostkowiana zwar ohne Wirt keimt, aber nur zu kümmerlicher Entwickelung kommt. In Bezug auf den Wirt sind alle diese grünen Parasiten nicht besonders wählerisch; das geht u. a. auch daraus hervor, daß sie bei genügend dichter Aussaat, wie zuerst L. KOCH (1888) gezeigt hat, ihre eigenen Artsgenossen angreifen, und daß aus mehreren durch Haustorien verbundenen Exemplaren e i n e s auf Kosten der übrigen sich weiter entwickelt.

1) Der Chlorophyllgehalt von Cuscuta wechselt. Nach PEIRCE (1894) tritt an abgeschnittenen Sprossen eine Vermehrung des Chlorophylls ein; möglicherweise hängt diese mehr mit einer verminderten Lichtintensität als mit dem Abschneiden zusammen (NOLL, briefliche Mitteilung).

Die Bedeutung des Parasitismus für diese Pflanzen ist noch nicht ganz klargestellt. HEINRICHER glaubt, daß sie in Bezug auf Kohlenstofferwerbung völlig unabhängig seien und nur Aschensubstanzen aus dem Wirt entnehmen. Er schließt dies aus dem reichlichen Vorkommen von Nitraten im Parasiten und aus der nachweisbar stattfindenden Kohlensäurezerlegung am Licht. Daß aber letztere quantitativ ausreicht, hat er nicht gezeigt, und doch wäre das — in Anbetracht der sehr bestimmten Angaben BONNIERS (1893), nach denen die Chlorophylltätigkeit nur geringfügig sein soll — recht notwendig gewesen. So kann man nicht sicher sagen, ob diese Pflanzen in Bezug auf ihren C-Erwerb ganz auf die eigene autotrophe Tätigkeit angewiesen sind, oder ob sie auch Kohlehydrate aus der Wirtspflanze beziehen. SPERLICH (1902) gibt eine solche bald größere, bald kleinere Ausnützung der Wirte zu. Damit ist aber eine weitere Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß nämlich organische Stickstoffverbindungen (Eiweiß, Aminosäuren) aufgenommen werden müssen.

Auch unsere Mistel ist ernährungsphysiologisch noch unvollständig bekannt. Der Umstand, daß die Verbindung zwischen Wirt und Gast auf den Anschluß der Wasserbahnen beschränkt ist, läßt vermuten, daß Viscum nur Wasser und anorganische Salze aus der Nährpflanze entnimmt. Und bei einer Pflanze, die in der Krone von Bäumen lebt, wäre ein solches Verhältnis leichter begreiflich, als bei den im Boden wurzelnden oder teilweise sogar noch mit Wurzelhaaren versehenen Euphrasien. Viscum wäre aufzufassen als eine ursprünglich epiphytische Pflanze, die dem Mangel an Wasser und Nährsalz, gegen den viele Epiphyten kämpfen, durch Anschluß an das Gefäßsystem anderer Pflanzen abgeholfen hat. Sicher ist aber diese Auffassung nicht, und auch hier sind experimentelle Untersuchungen keineswegs ausgeschlossen.

Der Unterschied zwischen autotrophen und heterotrophen Organismen liegt, das muß zum Schluß noch einmal scharf hervorgehoben werden, lediglich in der Nahrungs*aufnahme* und dementsprechend kann man eigentlich überhaupt nur bei Einzelligen von autotrophen Organismen reden, weil hier die *Gesamtpflanze* autotroph ist; bei den höheren Pflanzen dagegen gibt es nur autotrophe Teile, vor allem die Blätter, denen z. B. in der Wurzel exquisit heterotrophe gegenüberstehen. Für die weitere Verwendung der organischen C- und N-Substanzen ist es aber ganz gleichgültig, ob sie am Orte der Verwendung *gebildet*, oder ob sie in fertigem Zustand dahin geleitet worden sind. Der *Stoffwechsel* der Heterotrophen ist demnach prinzipiell von dem der Autotrophen nicht verschieden.

Wie in der grünen Pflanze, so werden auch beim Pilze die Nährstoffe zum Aufbau des Körpers, zur Ablagerung von Reserven und von nicht mehr verwertbaren Endprodukten verwendet: wir haben auch hier 1. Baustoffe, 2. Reservestoffe, 3. Wanderstoffe, 4. Exkrete zu unterscheiden. Im großen und ganzen ist die Pilzzelle aus ähnlichen Stoffen aufgebaut wie die der Phanerogamen, und wenn sie in Einzelheiten, wie z. B. in dem Vorkommen des Chitins in der Membran, von ihr abweicht, so haben wir keinen Grund, darauf näher einzugehen, da hier so weni[illegible] [illegible]len höheren Pflanzen eine nähere Kenntnis der Entstehu[illegible] [illegible] der verschiedenen Zellbestandteile gewonnen ist. [illegible] [illegible]ervestoffe ist die prinzipielle Ueber[illegible] [illegible] in erster Linie hervor-

zuheben: neben stickstoffhaltigen finden wir auch stickstofffrei Reservestoffe bei den Pilzen. Unter den stickstoffhaltigen Reserve ist vor allem Eiweiß zu nennen, das nicht selten kristallinisch aufzu treten pflegt; daneben findet sich das bei niederen Pflanzen überhaup verbreitete Volutin, das nach A. MEYER (1904) ein komplizierter N und P-haltiger Körper ist. Von N-freien Reservestoffen sind besonder die Fette verbreitet, außerdem findet sich häufig der Zuckeralkoho Mannit und die dem Rohrzucker nahestehende Trehalose; dagegen fehlt da die „Chromatophoren" fehlen, das sonst so weit verbreitete Stärke mehl den Pilzen vollständig. An seiner Stelle tritt sehr häufig a Orten, wo vorübergehend oder für längere Zeit eine Speicherung vo Kohlehydraten erzielt werden soll, das Glykogen auf, das auch in Tierreich die Stärke ersetzt. In der Hefe wird das Glykogen (LAUREN 1890, MEISSNER 1900) aus dem in der Nährlösung dargebotene Zucker, jedoch anscheinend auch aus verschiedenen organischen Säuren im Zellinnern in oft beträchtlicher Menge gebildet. Sehr auffallen ist seine Anhäufung in Organen, die in kurzer Zeit ein sehr lebhafte Längenwachstum durchzumachen haben, wie z. B. der Stiel von Phallu (CLAUTRIAU 1895); bei diesem Wachstum verschwindet das Glykoge geradeso wie unter gleichen Umständen im Stengel einer Phanerogam die Stärke verschwindet, um hauptsächlich in Zellwand umgewandel zu werden.

Das Glykogen steht seiner Zusammensetzung nach der Stärk offenbar sehr nahe, es ist aber in Wasser löslich. Sein großes Molekü verwehrt ihm die Diffusion durch das Plasma oder die Zellhaut, un macht es daher als Reservestoff sehr geeignet. Von Zelle zu Zell kann es also nicht wandern, es sei denn, daß es zuerst durch ein de Diastase nahestehendes Enzym in Zucker übergeführt ist. Auch al von außen gebotener Nährstoff kann es von der Hefe nicht direk verwertet werden, da dieses Enzym nicht aus der Zelle heraustrit (KOCH und HOSAEUS 1894, vgl. aber HEINZE 1904).

Auf andere Stoffwechselprozesse in der Pilzzelle einzugehen, lieg kein Grund vor, da, wie gesagt, alle wichtigen Vorgänge vollkomme mit denen der autotrophen Pflanze übereinstimmen.

Vorlesung 15.

Die Atmung.

Wir haben bis jetzt in ganz einseitiger Weise nur gewiss chemische Prozesse in der Pflanze verfolgt: wir haben uns auf di Betrachtung der Assimilationsvorgänge beschränkt, d. h. di Bildung komplizierter chemischer Verbindungen aus einfachen insbesondere die Bildung von organischen aus anorganische Substanzen, und wir haben die Umwandlung der ersten Assimilations produkte in Reservestoffe, Baustoffe etc. besprochen; — höchsten ganz gelegentlich (z. B. S. 141) mußte erwähnt werden, daß auc Prozesse in der Pflanze vorkommen, die auf die Entstehung einfache

aus komplizierten Verbindungen hinarbeiten. Es wird aber jetzt Zeit, darauf hinzuweisen, daß überall und immer in der Pflanze eine „Dissimilation“ stattfindet, die wenigstens teilweise das zerstört, was die Assimilation aufbaut. Die Trockengewichtszunahme, die im Laufe des Tages an einem assimilierenden Laubblatt eintritt, gibt kein richtiges Maß für die Größe der Assimilation; selbst wenn wir das Blatt an der Ableitung von Assimilaten verhindern, finden wir seine Assimilationsgröße doch zu gering, weil ein Teil der aufgebauten Stoffe am Abend schon wieder der Zerstörung anheim gefallen ist. Ebenso tritt uns in der Vermehrung der Trockensubstanz, die eine Pflanze im Laufe einer ganzen Vegetationsperiode erfährt, nur die Differenz zwischen der in der Assimilation gebildeten und der in der Dissimilation abgebauten organischen Substanz entgegen. Unter normalen Bedingungen ist diese Differenz stets eine positive Größe, d. h. es tritt trotz Dissimilation immer eine Vermehrung des Trockengewichtes ein. Es fällt indes nicht schwer, die Pflanze unter Bedingungen zu bringen, unter denen die Assimilation aufhört oder geschwächt wird (z. B. Dunkelkultur der autotrophen Pflanze; — Entziehung der Nährlösung bei der heterotrophen); da aber unter solchen Umständen die Dissimilation ruhig fortschreitet, so ist jetzt das Resultat des Wachstums eine Verminderung des Trockengewichtes.

In der Tat ist auch eine solche z. B. an Keimpflanzen, die im Dunkeln wachsen, ungemein leicht zu konstatieren. Der äußere Anblick so kultivierter Pflanzen läßt freilich davon nichts ahnen; denn sie wachsen Tag für Tag; Wurzel und Sproß nehmen an Volum zu. Die Zunahme erfolgt aber ausschließlich auf Kosten von Wasser, und das Trockengewicht, speziell die organische Substanz, nimmt von Tag zu Tag ab, wie aus der folgenden, BOUSSINGAULT (nach DETMER 1880, S. 247) entnommenen Zusammenstellung hervorgeht:

Objekt	Trockengewicht der Samen g	Trockengewicht der mehrere Wochen alten, im Dunkeln erwachsenen Keimlinge g	Verlust g
46 Weizenkörner	1,665	0,713	0,952
10 Erbsen	2,237	1,076	1,161

Viel bequemer als bei einer höheren Pflanze kann man bei einem Pilz das Verhältnis der Assimilation zur Dissimilation konstatieren; man hat nur nötig festzustellen, wieviel Nährstoff (z. B. Zucker) der Pilz aufgenommen, wieviel Trockensubstanz er daraus gebildet hat, und wieviel er hätte bilden können. Um den letzten Punkt vorweg zu nehmen, so hat man berechnet, daß ein Pilz aus 1 g Rohrzucker etwa 2 g Trockensubstanz gewinnen könnte; statt dessen findet man aber nur 0,4 g, 0,5 g oder noch weniger. PFEFFER (1895, 257) und KUNSTMANN (1895) haben das Verhältnis zwischen verbrauchtem Zucker und gebildeter Pilzmasse als „ökonomischen Koeffizienten“ bezeichnet. Der theoretische Minimalwert dieses Koeffizienten wäre also = 0,5, in Wirklichkeit ist er aber stets größer als 1 gefunden worden, nämlich 1,13—3,88 (KUNSTMANN 1895) oder gar 6,1 (ONO [illegible] Es stellt indes der Wert dieses Koeffizienten durchaus kein [illegible] dar; die Pflanze arbeitet nicht immer gleich ökonomisc[illegible]ient nimmt z. B. mit der fortschreitenden Entwicklu[illegible]er ebenso auch mit steigender Temperatur zu. [illegible]

Einflüssen sind vor allen Dingen die Gifte zu erwähnen, deren wachstumsfördernde Wirkung bei schwachen Dosen schon früher besprochen wurde; wie ONO zeigen konnte, drückt ein Zusatz von 0,003—0,03 Proz. Zinksulfat den ökonomischen Koeffizienten bei Aspergillus von 4 bis 6 auf ca. 2,8 herab. Der chemische Reiz solcher Substanzen bewirkt also eine ökonomischere Verwendung der Nährstoffe.

Die Destruktion organischer Substanz ist unter den Organismen außerordentlich verbreitet und vollzieht sich in verschiedener Weise. Wir betrachten zuerst den Dissimilationsprozeß der typischen höheren Pflanze, der als Atmung bezeichnet wird. Darunter versteht man die Bildung von Kohlensäure und Wasser aus organischer Substanz. Das in die Augen fallende, leicht nachweisbare Produkt der Atmung ist die Kohlensäure, während die Bildung von Wasser schwieriger zu erweisen ist. Kohlensäure und Wasser entstehen aus organischer Substanz, z. B. Stärke, Zucker etc., nicht nur im Organismus bei der Atmung, sondern auch außerhalb bei der Verbrennung. Schon daraus können wir schließen, daß es sich bei der Atmung um einen Verbrennungsprozeß handelt, und in der Tat haben auch alle Versuche ergeben, daß der Sauerstoff zur Unterhaltung der Atmung nötig ist. Die Atmung ist also eine Oxydation und steht deshalb in schroffem Gegensatz zur Kohlensäureassimilation, die wir als Reduktionserscheinung erkannt haben.

Es wird sich zunächst für uns darum handeln, die Methoden des Nachweises der Atmung kennen zu lernen, um mit ihnen die Verbreitung der Atmung studieren zu können. Als Zeichen der Atmung wird man im allgemeinen die Ausscheidung von Kohlensäure benutzen, deren qualitativer und quantitativer Nachweis keinen Schwierigkeiten begegnet. Wir bringen z. B. eine Handvoll keimender Samen in eine Kochflasche, die oben mit einem Gummistopfen verschlossen ist, und führen durch diesen Stopfen eine Glasröhre, die wir zunächst einige Stunden verschlossen halten; dann öffnen wir sie unter Kalkwasser und sehen aus der eintretenden Trübung der Flüssigkeit, daß nennenswerte Mengen von Kohlensäure in dem Gefäß vorhanden sind. Ebensogut kann man auch statt des Kalkwassers Kalilauge verwenden, die ein starkes Absorptionsvermögen für Kohlensäure besitzt und dementsprechend durch die geöffnete Glasröhre in das Innere der Kochflasche eindringt. Am einfachsten ist schließlich eine mehr indirekte Methode des Nachweises der Atmung, die darauf beruht, daß in dem Maße als Kohlensäure auftritt, Sauerstoff verschwindet. Bringt man also keimende Samen oder ebensogut auch junge Blätter, Knospen etc. auf den Boden eines hohen, durch eingeschliffenen Glasstöpsel verschlossenen Zylinders, und führt nach einigen Stunden nach vorsichtiger Entfernung des Stöpsels eine brennende Kerze ein, so zeigt deren sofortiges Erlöschen an, daß das abgeschlossene Luftvolum eines großen Teiles seines Sauerstoffes durch die betreffenden Pflanzenteile beraubt worden ist.

Natürlich kann man die Absorption der CO_2 durch Kalilauge und die Fällung von kohlensaurem Kalk bei Zusatz von Kalkwasser auch zur quantitativen Bestimmung der im Atmungsprozesse gebildeten Kohlensäure benutzen, doch empfiehlt es sich im allgemeinen, zu dem Zweck vollkommen abgeschlossene Räume zu vermeiden, da unter dem Einfluß des bald auftretenden Sauerstoffmangels der Atmungsprozeß sich nicht mehr normal vollzieht. Man bringt also die Pflanze

in ein Gefäß, durch welches ein kontinuierlicher Strom von Luft hindurchgeleitet wird. Diese wird vor ihrem Eintritt in den Versuchsraum von aller Kohlensäure befreit und belädt sich daselbst wieder mit neuer Kohlensäure, deren Menge beim Verlassen des Apparates leicht bestimmt werden kann. Auf die rein chemischen Details der Versuchsanstellung haben wir hier nicht einzugehen. Ebenso wie die gebildete Kohlensäure kann auch der verschwundene Sauerstoff als Maß der Atmung dienen.

Das erste Resultat vergleichender Messungen der Atmungsintensität ist nun, daß verschiedene Pflanzen, verschiedene Teile einer Spezies, ja sogar ein bestimmtes Organ einer einzelnen Pflanze in verschiedenen Stufen seiner Entwicklung weitgehende Differenzen aufweisen. Gewisse biologische Gruppen, die Fettpflanzen und die Schattenpflanzen, sind wegen ihrer geringen Atmungsgröße bekannt; dagegen atmen manche Pilze so lebhaft, daß sie selbst warmblütige Tiere an Atmungsintensität übertreffen. Blüten und jugendliche Organe, also keimende Samen, Knospen etc., pflegen intensiver zu atmen als ausgewachsene Wurzeln, Stengel und Blätter. Dabei werden gleiche äußere Verhältnisse als gegeben vorausgesetzt. — Es wird gut sein, diese Sätze zunächst einmal durch einige Tabellen zu illustrieren.

Nach AUBERT (1892, S. 375) absorbieren folgende Pflanzen pro Gramm Frischgewicht bei 12—15° C in einer Stunde die angegebenen Mengen von Sauerstoff (Kubikmillimeter):

Cereus macrogonus	3,00	Picea excelsa	44,10
Opuntia cylindrica	6,80	Lupinus albus	73,70
„ maxima	15,30	Tulipa europaea	89,60
Phyllocactus grandiflorus	28,70	Faba vulgaris	96,60
Sedum album	56,60	Mirabilis Jalapa	120,00
„ acre	72,45	Triticum sativum	291,00

Die in der ersten Kolonne stehenden Fettpflanzen atmen also durchschnittlich sehr viel geringer als die anderen.

Als Beispiele für intensive Atmung seien zunächst Angaben von GARREAU (1851) wiedergegeben, die sich auf keimende Samen beziehen.

Pflanze	Temperatur	Frischgewicht der Samen	Trockengewicht der Samen	CO_2 in 24 Std.	Also auf 1 g Trockengew. CO_2
Lactuca sativa	16° C	4,5 g	0,40 g	33 ccm	82,5 ccm
Valerianella olitoria	„	4,0 „	0,20 „	25 „	125,0 „
Papaver somniferum	„	5,8 „	0,45 „	55 „	122,0 „
Sinapis nigra	„	8,5 „	0,55 „	32 „	58,0 „
Lepidium sativum	„	2,5 „	0,25 „	12 „	48,0 „

Derselbe Autor fand für Knospen folgende Werte:

Pflanze	Temperatur	Frischgewicht	Trockengewicht	Kohlensäure in 24 Std. absolut	Kohlensäure in 24 Std. auf 1 g Trockengew.
Syringa	15° C	9,0 g	2,0 g	70 ccm	35 ccm
Sambucus nigra	„	10,0 „	1,75 „	60 „	34 „
Ribes nigrum	„	7,0 „	1,25 „	60 „	48 „
Tilia europaea	„	4,0 „	0,70 „	46 „	66 „

Mit diesen Zahl[illegible] von SAUSSURE (1804; vgl. SACHS 1865, S. 277) bei [illegible] erzielten nicht direkt vergleichen, [illegible] auerstoff-Volumina angibt

und dabei das Volum des betreffenden Organs als Einheit wählt; sie sind aber von großem Interesse, weil sie erkennen lassen, um wieviel größer die Atmung der Blüte gegenüber der des Laubblattes ist.

Pfanze	Sauerstoff verbraucht in 24 Stunden durch		
	Blüten	Geschlechtsorgane	Laubblätter
Cheiranthus cheiri	11,0	18,0	4,0
Tropaeolum majus	8,5	16,3	8,3
Passiflora serratifolia	18,5	—	5,25
Cucurbita melopepo ♂	7,6	11—7 (Antheren)	—
„ „ ♀	3,5	4—7 (Narben)	—

Zu dieser Tabelle ist noch zu bemerken, daß einige der von SAUSSURE untersuchten Blüten, so vor allen Cucurbita, dadurch ausgezeichnet sind, daß sie zur Zeit ihrer Eröffnung die maximale Atmungsintensität haben, während bei der Mehrzahl der Blüten die Atmung (auf das Frischgewicht bezogen) von Jugend ab fortgesetzt abnimmt (MAIGE 1906). Diese Tatsache veranlaßt uns, schließlich noch zwei Beispiele anzuführen, die eine solche Veränderung der Atemgröße während der Entwicklung demonstrieren; das erste derselben ist gleichzeitig noch wegen der absoluten Atmungsgröße von Interesse.

Die Infloreszenz von Arum verbrauchte in successiven Stunden folgende Mengen von Sauerstoff (Kubikzentimeter) (GARREAU 1851):

Stunden	Exemplar 1	Exemplar 2	Exemplar 3
1	39	75	45
2	57	95	70
3	75	125	95
4	100	85	140
5	50	55	85
6	20	25	35
Zusammen	341	466	470
In 18 weiteren Stunden	184	230	300

Als zweites Beispiel für die Veränderung der Atmung mit der Entwicklung geben wir, und zwar in graphischer Darstellung (Fig. 41), die Resultate RISCHAVIS (1876) mit keimendem Weizen. Eine ähnliche Kurve ließe sich auch aus den soeben für Arum mitgeteilten Zahlen konstruieren. In beiden Fällen nimmt die Atmung mit der Zeit zu, um nach Erreichung eines Maximums wieder zu fallen.

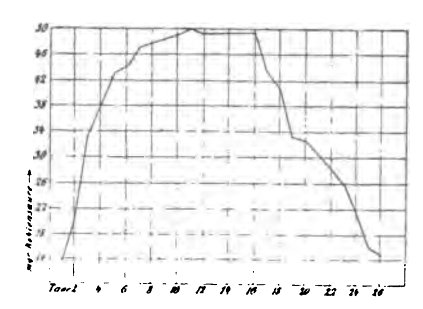


Fig. 41. Kurve der Kohlensäureabgaben pro Tag (in mg) von 40 Weizenpflänzchen bei 21° C. Nach RISCHAVI (1876).

Ein ungefähres Bild von den Verschiedenheiten, die in Bezug auf die Atmungsgröße herrschen, werden die angeführten Beispiele wohl geben, obwohl sie ja zu einem genaueren Vergleich nicht geeignet sind, weil bald verbrauchter Sauerstoff, bald gebildete Kohlensäure, nach dem Volum oder nach dem Gewicht, bestimmt wurden, und weil sie manchmal auf Frischgewicht, manchmal auf das Trockengewicht oder auf das Volum der atmenden Pflanzenteile berechnet wurden. Streng genommen ist keine dieser Berechnungsweisen die

richtige, denn wir werden sehen, daß aller Wahrscheinlichkeit nach gewisse *Enzyme* die nächste Ursache der Atmung sind. Deshalb würde es uns in erster Linie interessieren, zu erfahren, ob Beziehungen zwischen Atemgröße und Enzymmenge existieren; da aber die Enzymmenge vermutlich vom Protoplasma reguliert wird, so wäre auch die Kenntnis der Plasmamenge wichtig, doch geben uns über diese weder Volum- noch Gewichtsbestimmungen irgendwelche Anhaltspunkte. Wir können nur sagen, daß sie in jugendlichen Organen relativ viel größer ist als in ausgewachsenen, und daß *daher* wenigstens zum Teil die Differenz zwischen den verschiedenen Entwicklungsstadien herrühren mag. Es ist aber auch sehr wahrscheinlich, daß eine bestimmte Protoplasmamenge, je nach dem Zustand, in dem sie sich befindet, mit verschiedener Intensität atmet. Es möge hier nur erwähnt sein, daß man vor allen Dingen zwei Zustände des Plasmas zu unterscheiden hat, einen tätigen und einen ruhenden. Im ersteren befindet sich das Plasma während der Vegetationszeit, im zweiten während der Sommer- oder Winterruhe. Auch bei gleichen äußeren Bedingungen unterscheidet sich das ruhende Plasma der Knollen, Zwiebeln, Bäume etc. durch eine viel geringere Atmungsintensität von dem tätigen; solange aber die nötigen Außenbedingungen gegeben sind, hört kein Plasma gänzlich auf zu atmen.

Das ist indes nicht immer ganz leicht nachzuweisen, denn die Atmung kann durch andere Vorgänge vollkommen verdeckt sein. So haben wir gesehen, daß in Zellen, die Chlorophyll enthalten, die Kohlensäure am Licht zerspalten wird; solche Zellen können, auch wenn sie atmen, doch fortfahren Sauerstoff auszugeben, oder es kann, wenn Atmung und Assimilation sich gerade die Wage halten, jeder äußerlich nachweisbare Gaswechsel aufhören. Tatsächlich bemerkt man, daß mit Abnahme der Lichtintensität die Sauerstoffausgabe sich vermindert, weiterhin ganz aufhört und endlich in eine Kohlensäureausgabe umschlägt. Die einfachste Erklärung für dieses Verhalten bietet sich zweifellos bei der Voraussetzung, Atmung und Assimilation fänden *gleichzeitig* und *unabhängig* voneinander statt. Und wenn auch keine ernstlichen Bedenken existieren, in ein und derselben Zelle Reduktionen und Oxydationsvorgänge anzunehmen, so ist es doch außerordentlich schwer, diese Annahme exakt zu beweisen, denn es wäre ja möglich, daß die Atmung, die im Dunkeln am grünen Blatt leicht festzustellen ist, am Licht einfach erlischt. Die Erfahrungen, die man in der Beziehung an farblosen Geweben oder farblosen Organismen gemacht hat, haben, strenge genommen, keine Bedeutung. Vor längerer Zeit hat man schon versucht, die zwei antagonistischen Funktionen in anderer Weise zu trennen, und von manchen Seiten ist auch behauptet worden, es sei gelungen. Zuerst hat Cl. Bernard (1878) durch Chloroformdämpfe die Assimilation aufgehoben, und Adolf Mayer (1879) hat darauf aufmerksam gemacht, daß man zum gleichen Zweck sich der Blausäure bedienen könne. Und in der Tat hat sich im allgemeinen gezeigt, daß die *Atmungsfunktion* des Protoplasmas weniger leicht durch solche Gifte gestört wird als die *Assimilation*. Es kann für sicher gelten, daß [illegible] ssende Verwendung von Aether die Chlorophylltätigkeit f[illegible] isse Zeit aufgehoben wird, während die Atmung an[illegible] betreffende Objekt am Leben bleibt (E[illegible] 1896) [illegible] mehr als merkwürdig, wenn es gelänge[illegible]

richten, daß zwar die Assimilation ganz aufgehoben wäre, die Atmung aber ganz unbeeinflußt bliebe. BONNIER und MANGIN (1886) wollen das erreicht haben; in Anbetracht mancher anderer Angaben müssen aber ihre Resultate entschieden Bedenken erwecken und können höchstens durch einen ganz besonders glücklichen Zufall erhalten worden sein. Mehrfach hat man nämlich beobachtet, daß die Atmung durch schwache Aetherisierung gesteigert (ELFVING 1886, JOHANNSEN 1896, MORKOWIN 1899), durch starke herabgesetzt wird. Die Möglichkeit des Gleichbleibens der Atmung narkotisierter Blätter liegt also vor; es ist aber, wie gesagt, nur durch Zufall erreichbar, und Versuche mit derartigen Blättern können nicht die Bedeutung beanspruchen, die ihnen BONNIER und MANGIN zuschreiben.

Eine Zeitlang glaubte man einen direkten Beweis für die Atmung beleuchteter grüner Zellen in anderer Weise führen zu können. GARREAU (1852) zeigte nämlich, daß aus beleuchteten Zweigen stets nachweisbare Spuren von Kohlensäure austreten, und er dachte sich, daß es sich dabei um in der Atmung gebildete und den Chlorophyllkörnern entronnene CO_2-Moleküle handle. BLACKMANN (1895) setzte aber auseinander, daß ein solches Ausströmen von Kohlensäure erstens sehr unwahrscheinlich sei und zweitens auch gar nicht zur Beobachtung komme, wenn man ausschließlich mit chlorophyllhaltigen Zellen experimentiere und chlorophyllhaltige Stiele und Stengel vermeide, was GARREAU offenbar nicht getan habe.

Wenn es also an direkten Beweisen für die Fortdauer der Atmung chlorophyllhaltiger Zellen am Licht fehlt, so gibt es doch indirekte. Man beobachtet nämlich nicht selten in der grünen Zelle während lebhafter Assimilation Fortdauer von Protoplasmabewegung und Wachstum, zwei Erscheinungen, die anderwärts durchaus an die Existenz einer Atmung gebunden sind. Im allgemeinen wird man also wahrscheinlich keinen Fehler begehen, wenn man annimmt, die Atmung sei am Licht ebenso groß wie im Dunkeln. Dementsprechend darf man die Assimilationstätigkeit eines Laubblattes nicht nur nach der direkt meßbaren, von außen zugeführten CO_2-Menge beurteilen, sondern man muß auch noch die Kohlensäure zurechnen, die in der betreffenden Zeit durch Atmung gebildet worden ist, aber nicht zum Austritt aus der Pflanze kam, weil sie sofort der Assimilation zum Opfer fiel. (Vgl. Vorl. 10 S. 129.)

Wenn auch unter normalen Bedingungen der Atmungsgaswechsel bei weitem nicht so intensiv ist, wie der Assimilationsgaswechsel, so könnte er doch mit der Zeit dahin führen, daß ein Pflanzenteil Mangel an Sauerstoff litte oder schädliche Mengen von Kohlensäure enthielte. Kohlensäure ist zweifellos imstande, bei einer gewissen Anhäufung wichtige Funktionen der Pflanze zu stören, so daß sich die Wegschaffung der bei der Atmung entstandenen Gase als Notwendigkeit für die Pflanze ergibt. Sehr einfach gestaltet sich das im assimilierenden Laubblatt. Denn wenn etwa in der Nacht eine Anhäufung von CO_2 entstanden sein sollte, so wird diese sofort am Morgen mit dem Einsetzen der Assimilation verschwinden; auch sorgen die reichlich vorhandenen Interzellularen in Verbindung mit den Spaltöffnungen für gute Durchlüftung. Schwieriger erscheint der Gaswechsel in farblosen, unterirdischen Organen. Auch hier ist die einzelne Zelle für Abgabe und Aufnahme von Gasen im allgemeinen auf die Interzellularen angewiesen. Da diese aber ohne direkte Aus-

führgänge sind, so muß entweder die Gasbewegung weite Strecken zurücklegen, um an die oberirdischen Stomata zu gelangen, oder sie muß auf dem Wege der Diffusion durch die Epidermis sich vollziehen. Einer solchen Durchwanderung setzt nun zweifellos die Epidermisaußenwand unterirdischer Organe einen viel geringeren Widerstand entgegen als die des Laubblattes; auf ihre Permeabilität für Wasser ist schon bei früherer Gelegenheit hingewiesen worden; daß sie auch für CO_2 gut durchdringbar ist, wurde ebenfalls schon erwähnt. Und was den Sauerstoff betrifft, so wird dieser schon wegen der ansehnlichen Partiärpressung leicht durch die Außenwand der Zelle hindurch gehen. Zweifel in dieser Hinsicht wären allenfalls für Wasserpflanzen berechtigt, weil bei ihnen der Sauerstoff der Umgebung eine geringere Spannung hat. Hoppe-Seyler (zit. nach Oltmanns, Algen, II, 139) fand im Liter Bodenseewasser in 2 m Tiefe bei 14° C und 725 mm Luftdruck 6,73 ccm Sauerstoff, also nur etwa den 30. Teil von der Menge, die im Liter Luft enthalten ist. Am ungünstigsten in Beziehung auf Sauerstoffgewinn sind zweifellos die im Schlamm lebenden Wurzeln und Rhizome gewisser Pflanzen gestellt. Sie helfen sich nicht selten in der Weise, daß sie besondere Organe („Atemwurzeln") ausbilden, die direkt an die Luft oder wenigstens in sauerstoffreiche Partien des Wassers dringen und dort den nötigen Gasaustausch bewerkstelligen (vgl. S. 31). Tatsächlich lehrt die Untersuchung der Gasräume aller Pflanzen, sowohl oberirdischer wie unterirdischer und submerser, daß es im allgemeinen nicht zu einer nennenswerten Kohlensäureanhäufung und ebensowenig zu einem Sauerstoffmangel kommt, so daß also die der Pflanze zur Verfügung stehenden Mittel zur Erzielung eines Gaswechsels tatsächlich völlig ausreichen. Ein Kohlensäuregehalt von 5 Proz., ein Sauerstoffgehalt von nur 8 Proz. dürfte in Interzellularen wohl nur selten erreicht werden (Ausnahmen s. Czapek, Bioch. I, 331), und daß es auch im Innern der einzelnen Zelle nicht an Sauerstoff fehlt, das beweisen die Beobachtungen von Pfeffer und Celakowski. Pfeffer (1889) studierte ein im Zellsaft von Vaucheria lebendes Rädertier, das sich unter normalen Verhältnissen lebhaft bewegte, dagegen seine Bewegungen sofort sistierte, wenn die O-Zufuhr von außen her abgeschnitten wurde. Celakowski (1892) beobachtete die Protoplasmabewegung von Tradescantiazellen, die von Myxomycetenplasmodien aufgenommen waren, und fand sie im Innern des Schleimpilzes unverändert; daraus folgt aber, daß sie ausreichend mit Sauerstoff versehen waren.

Nachdem wir nun die allgemeine Verbreitung der Atmung kennen gelernt haben, fragen wir nach dem Material, das zur Verbrennung gelangt und nach den Verbrennungsprodukten, die natürlich wesentlich von der Natur des verbrannten Materials abhängen. In vielen Fällen läßt sich zeigen, daß während der Atmung Kohlehydrate (Stärke oder Zucker) verschwinden. Würden sie vollständig verbrannt, so müßte man als Endprodukt Kohlensäure und Wasser erwarten. Aus der Formel

$$C_6H_{10}O_5 + 6\,O_2 = 6\,CO_2 + 5\,H_2O$$

folgt, daß für den aufgenommenen Sauerstoff ein gleiches Volum von Kohlensäure gebildet werden mu[illegible] der Tat hat man in vielen Fällen den Respirationsquotiente[illegible] den. Die gleich-

zeitige Bildung von Wasser ist ebenfalls nachweisbar. Schon SAUSSURE (1804, S. 17) hatte bemerkt, daß keimende Samen einen größeren Gewichtsverlust erleiden, als man nach der Menge der gebildeten Kohlensäure erwarten sollte, und er glaubte, daß es sich dabei um Wasser handle, „das ehemals an die Substanz des Samens gebunden war". LASKOWSKY (1874) wies dann in exakter Weise die Entstehung des Wassers nach und fand es auch ungefähr in der Menge, wie man es nach der obenstehenden Formel erwarten muß.

Es wäre aber ganz falsch, in der Tatsache, daß der Respirationsquotient bei höheren Pflanzen häufig = 1 ist, den Beweis dafür finden zu wollen, daß hier wirklich ausschließlich Kohlehydrate veratmet werden. Es könnte ja die gewonnene Größe einen Mittelwert darstellen und dieser könnte aus mehreren Prozessen resultieren, deren jeder einzelne einen von 1 abweichenden, also teils einen zu großen, teils einen zu kleinen Wert gibt.

Die höheren Pflanzen eignen sich aber zu derartigen Versuchen wenig, weil man bei ihnen meistens nicht leicht feststellen kann, welche Stoffe veratmet werden. Ganz anders ist das bei Schimmelpilzen; hier hat man es ja in der Hand, dem Organismus mit der Nahrung bald dieses bald jenes Atmungsmaterial darzubieten. Wir verdanken namentlich PURIEWITSCH (1900) eingehende Versuche in dieser Hinsicht mit Aspergillus; die folgende Tabelle gibt eine Uebersicht über seine Resultate:

Verhältnis $\frac{CO_2}{O_2}$ bei Aspergillus

Nährstoff	1 %	1,5—2 %	3 %	5 %	10 %	15—17 %	20—25 %
Dextrose	0,9	0,9	—	1,06	1,18	0,73	—
Rohrzucker	0,87	—	—	0,96	1,02	—	0,83
Raffinose	0,91	—	0,66	—	—	—	—
Stärke	0,68	0,55	—	—	—	—	—
Glyzerin	—	0,77	—	0,78	0,69	—	—
Mannit	0,66	—	—	0,49	0,65	—	—
Tannin	0,91	—	—	0,50	0,43	—	—
Weinsäure	—	1,59	1,52	1,78	1,6 [1]	—	—
Milchsäure	0,69	0,89	0,98 [2]	—	—	—	—

Läßt sich auch aus diesen Versuchen vorerst keine gesetzmäßige Abhängigkeit des Quotienten von der Quantität und von der Konstitution des Atmungsmateriales ableiten, so beanspruchen dieselben doch unser volles Interesse, denn sie zeigen, wie außerordentlich variabel hier der Quotient ist, der bei der Mehrzahl der untersuchten höheren Pflanzen — Ausnahmen werden wir noch kennen lernen — sich in der nächsten Nähe von 1 bewegt. Ganz besonders wichtig ist aber die gleichfalls von PURIEWITSCH konstatierte Tatsache, daß im einzelnen Versuch mit einem bestimmten Mycel (oben sind Mittelwerte angegeben), das nacheinander in verschiedene Nährlösungen gebracht wurde, die Schwankungen in der CO_2-Abgabe denen in der O_2-Aufnahme durchaus nicht parallel gehen. Waren diese Schwankungen für die Sauerstoffaufnahme geringe (bis zu 35 Proz.), so bewegten sie sich für die Kohlensäureabgabe in viel weiteren Grenzen (28—120 Proz.). Die beiden Prozesse, die ja bei der chemischen Verbrennung so unmittelbar aufeinanderfolgen, daß wir sie als gleich-

1) Gilt für 7 Proz.
2) Gilt für 1 Proz.

zeitige betrachten können, sind in der physiologischen Verbrennung offenbar weiter voneinander getrennt. Die physiologische Verbrennung ist also kein einfacher Prozeß, vielmehr liegen zwischen O-Aufnahme und CO_2-Abgabe mancherlei intermediäre Reaktionen, die je nach Umständen verschieden ausfallen. Im allgemeinen bleibt der Quotient $\frac{CO_2}{O_2}$ hinter dem Wert 1 zurück, es verbleibt also in der Pflanze Sauerstoff, und das läßt uns darauf schließen, daß hier aus dem Atmungsmaterial nicht die Endprodukte der Verbrennung CO_2 und H_2O entstehen, sondern wenigstens zum Teil andere Substanzen; man wird vor allen Dingen an organische Säuren denken. Das Vorkommen solcher ist denn auch bei Pilzen lange bekannt.

Besonders häufig finden wir die Bildung von Oxalsäure, und eine umfangreiche Studie von WEHMER (1891), an die sich weitere Untersuchungen desselben Autors (vgl. 1906) und BENECKES (1907) anschließen, hat uns diesen Vorgang ziemlich gut verständlich gemacht. In unserer Darstellung folgen wir dem zusammenfassenden Bericht BENECKES (LAFAR, Mykologie I, 317). Unter den Schimmelpilzen ist namentlich Aspergillus niger als starker Bildner von Oxalsäure bekannt, und mit ihm sind fast alle Versuche ausgeführt. — Als wichtigstes Resultat derselben möchten wir hervorheben, daß die Säurebildung durchaus kein notwendiger Prozeß ist, sondern nur unter ganz bestimmten Bedingungen auftritt. Man könnte glauben, daß eine mangelhafte Sauerstoffzufuhr in erster Linie zu einer unvollständigeren Veratmung, als welche man die Bildung von Oxalsäure an Stelle von Kohlensäure bezeichnen kann, führen müsse; das trifft aber durchaus nicht zu, die Bildung von Oxalsäure ist vielmehr in weiten Grenzen von der Sauerstoffzufuhr unabhängig. — Von Einfluß auf ihr Entstehen ist zunächst einmal die Temperatur. Beim Temperaturoptimum (über 30° C) bildet der Pilz ebenso Oxalsäure wie bei Zimmertemperatur, er verbrennt aber auch die entstandene Säure sofort weiter; man kann durch künstlichen Zusatz der Säure zeigen, daß er bei so hoher Temperatur ein stärkeres Oxydationsvermögen hat. Durch Zugabe von Kalkkarbonat kann man ferner eine Ansammlung der Säure in Form von Kalkoxalat bewirken und damit beweisen, daß sie stets als Zwischenprodukt auftritt. Bei Zimmertemperatur gezüchtet, verhält sich der Pilz verschieden je nach der Zusammensetzung der Nährlösung, in der er kultiviert wird. Enthält diese Kohlehydrate oder Salze organischer Säuren als Kohlenstoffquelle, so tritt eine starke Bildung von freier Oxalsäure auf, die aber nur so lange erfolgt, bis eine gewisse Säuerung des Substrates eingetreten ist. Für gewöhnlich erfolgt dieser Stillstand bei einem Gehalt von 0,3 Proz. Oxalsäure in der Nährlösung. Durch Zusatz freier Säuren zur Kultur, oder bei Verwendung von Nährstoffen, deren Verarbeitung durch den Pilz zu Säurebildung führt, wird die Produktion freier Säure aufgehoben. Dagegen geht diese unausgesetzt weiter, wenn säurebindende Stoffe (z. B. Karbonate oder alkalisch reagierende Phosphate) in der Kultur gegeben sind, oder wenn ähnlich wirkende Stoffe durch den Stoffwechsel des Pilzes entstehen, wie z. B. Ammoniak bei Peptondarreichung. In einem Versuch WEHMERS bildete Aspergillus — bei andauernder Neutralisation der Säure! — aus 1,5 g Zucker 1,353 g Oxalsäure. Es wurden 0,8318 g Zuck[illegible] verbraucht; 0,290 g dienten zum Aufbau des Pilzes, 0,3782

zeitige Bildung von Wasser ist ebenfalls nachweisbar. Schon SAUSSURE (1804, S. 17) hatte bemerkt, daß keimende Samen einen größeren Gewichtsverlust erleiden, als man nach der Menge der gebildeten Kohlensäure erwarten sollte, und er glaubte, daß es sich dabei um Wasser handle, „das ehemals an die Substanz des Samens gebunden war". LASKOWSKY (1874) wies dann in exakter Weise die Entstehung des Wassers nach und fand es auch ungefähr in der Menge, wie man es nach der obenstehenden Formel erwarten muß.

Es wäre aber ganz falsch, in der Tatsache, daß der Respirationsquotient bei höheren Pflanzen häufig = 1 ist, den Beweis dafür finden zu wollen, daß hier wirklich ausschließlich Kohlehydrate veratmet werden. Es könnte ja die gewonnene Größe einen Mittelwert darstellen und dieser könnte aus mehreren Prozessen resultieren, deren jeder einzelne einen von 1 abweichenden, also teils einen zu großen, teils einen zu kleinen Wert gibt.

Die höheren Pflanzen eignen sich aber zu derartigen Versuchen [illegible] wenig, weil man bei ihnen meistens nicht leicht feststellen kann, welche Stoffe veratmet werden. Ganz anders ist das bei Schimmelpilzen; hier hat man es ja in der Hand, dem Organismus mit der Nahrung bald dieses bald jenes Atmungsmaterial darzubieten. Wir verdanken namentlich PURIEWITSCH (1900) eingehende Versuche in dieser Hinsicht mit Aspergillus; die folgende Tabelle gibt eine [illegible]sicht über seine Resultate:

Verhältnis $\frac{CO_2}{O_2}$ bei Aspergillus

Nährstoff	1 %	1,5—2 %	3 %	5 %	10 %	15—17 %	20—[illegible]
Dextrose	0,9	0,9	—	1,06	1,18	0,73	—
Rohrzucker	0,87	—	—	0,96	1,02	—	
Raffinose	0,91	—	0,66	—	—	—	
Stärke	0,68	0,55	—	—	—	—	
Glyzerin	—	0,77	—	0,78	0,69	—	
Mannit	0,66	—	—	0,49	0,65	—	
Tannin	0,91	—	—	0,50	0,43	—	
Weinsäure	—	1,59	1,52	1,78	1,6 [1])	—	
Milchsäure	0,69	0,89	0,98 [2])	—	—	—	

Läßt sich auch aus diesen Versuchen vorerst keine gesetz[illegible] Abhängigkeit des Quotienten von der Quantität und von [illegible]stitution des Atmungsmateriales ableiten, so beanspruchen [illegible] doch unser volles Interesse, denn sie zeigen, wie außer[illegible] variabel hier der Quotient ist, der bei der Mehrzahl der [illegible] höheren Pflanzen — Ausnahmen werden wir noch kennen [illegible] sich in der nächsten Nähe von 1 bewegt. Ganz besonder[illegible] ist aber die gleichfalls von PURIEW[illegible] konstatierte Ta[illegible] im einzelnen Versuch mit einem b[illegible] Mycel (ohne [illegible] werte angegeben), das nacheinand[illegible] verschiedene [illegible] gebracht wurde, die Schwankungen [illegible] O₂-Abgabe [illegible] O_2-Aufnahme durchaus nicht pa[illegible] Waren [illegible] kungen für die Sauerstoffaufnahm[illegible] wegten sie sich für die Kohlens[illegible] (28—120 Proz.). [illegible] brennung so [illegible]

1) Gil[illegible]
2) Gil[illegible]

...weiß) erfolgt, so dürfte sie doch
...menhängen. Im allgemeinen aber
...Säure bei der Atmung quantitativ
...zurück, und nur bei manchen
...he Säuren in so großem Maßstabe
...von Kohlensäure zunächst wenigstens
...die Säureanreicherung der Blätter
...ange bekannt, aber erst den Unter-
...87), G. KRAUS (1886), WARBURG
...rdanken wir eine eingehende Unter-
Im Dunkeln nehmen diese Pflanzen
...are im gleichen Verhältnis auszugeben;
...ne nimmt also an Volumen ab. Es tritt
bei den Crassulaceen Isoäpfelsäure, bei
...säure auf, und die Säurebildung erfolgt
...man sie meist schon durch den Geschmack
...n. Im Extrem ist dann $\frac{CO_2}{O_2} = 0$, d. h.
...säure gebildet. Mit länger andauernder
...nahme der Temperatur nimmt die Größe
... indes den Wert 1 zu erreichen. Eine
...würde ja zu schweren Schädigungen
...det, indem sie nach Erreichung eines
...zu normaler Atmung mit Kohlen-
...Tatsache beweist, daß wir es hier
...Sukkulenten zu tun haben, und
...ungenügender Sauerstoffzufuhr
...he, die Sukkulenten könnten.
...der Säurebildung haben. Das
...zen der Säurebildung natür-
...melpilzen. Die gebildeten
...sowohl wenn sie in reinen
...besonders bei Gegenwart
...lytisch wirken. Es wird
...sofort assimiliert werden.
...n die Atmungsprodukte
...den Sukkulenten in den
...cht erst in dem Moment,
...ist die Versorgung der
...Schwierigkeiten ver-
...weitgeöffnete Stomata
...se fördern wieder die
...ter Bedingungen, die
...behren deshalb dieser
Nur kurz hinweisen
...ß diese Blätter auch
...als eigenartig hätten
...jetzt begreiflichen
...nen Wert für $\frac{O_2}{CO_2}$
...abweicht. Bei Be-
...ar viel mehr O ab,
...O_2-freien Raum mit

der Sauerstoffabgabe so lange fortfahren, als ihnen aus dem eigenen Betrieb entstehende CO_2 zur Verfügung steht. Offenbar gibt es unter den lederartigen Blättern zahlreiche Uebergänge zwischen dem normalen und dem fleischigen Blatt der Sukkulenten. Wenn BONNIER und MANGIN (1886) bei Ilex den Assimilationskoeffizienten zu 1,24 statt zu rund 1 fanden, so wird sich das dadurch erklären, daß hier ein Teil der Assimilate auf Kosten von zerfallenden organischen Säuren entsteht.

Es liegen also bei den Sukkulenten, wie bei den Schimmelpilzen in der Säurebildung eigenartige Anpassungen vor, die vom rein chemisch-physiologischen Standpunkt aus nicht zu begreifen sind. Es hat die Säurebildung dieselbe allgemeine Bedeutung wie die vollkommene Verbrennung organischer Substanz anderwärts, aber sie hat noch eine Nebenbedeutung, die den Vorgang biologisch von der normalen Atmung weit trennt. Es mögen aber noch vielfach durch den [illegible] Stoffwechsel Produkte in der Pflanze entstehen, die nur ökologischen Zwecken dienen, und es kann sogar sehr wohl sein, daß gerade organische Säuren ganz allgemein in ähnlicher Weise [illegible] bis zu einem gewissen Grenzwert gebildet werden, etwa um die Turgeszenz der Zellen zu [illegible]. Es ist ja die Bildung z. B. von Oxalsäure aus Glukose ein bequemes Mittel, um den osmotischen Druck einer Zelle auf die [illegible] Höhe zu bringen.

Doch wir wollen jetzt den Faden unserer Darstellung wieder aufnehmen. Wir waren mit dem Respirationsquotienten beschäftigt und haben gesehen, daß Abweichungen von seinem typischen Wert = 1 durch ungewöhnliche Atmungsprodukte erzielt werden können; sie können aber auch durch [illegible] Konstitution des Atmungsmaterials bedingt sein.

[illegible]

daß unsere physiologische Einteilung der Stoffe mit der chemischen Klassifizierung durchaus nicht übereinstimmen muß, da eben ein und derselbe Stoff, hier Zucker, als Assimilationsprodukt im aufbauenden und als Atmungsprodukt im abbauenden Stoffwechsel entstanden sein kann. Uebrigens findet man nicht immer bei der Keimung fetthaltiger Samen, wie z. B. bei der Zwiebel, Zucker; so fehlt er bei Cannabis, wo er zwar auch gebildet, aber sehr rasch zu Stärke umgewandelt wird. Stärke und Zucker dienen dann fernerhin ebensowohl zur Unterhaltung der Atmung wie als Baustoffe zur Herstellung von Zellmembranen.

Kohlehydrate und Fette können sich also auch als Atmungsmaterial der Pflanze bis zu einem gewissen Grad vertreten. Entsprechendes ist für die Tiere bekannt geworden. Im Tierkörper genügen diese zwei Stoffe indes nicht zur Erhaltung des Lebens, vielmehr ist dieses an einen ständigen Zerfall, an fortdauernde Oxydation von Eiweiß gebunden; dementsprechend scheidet das Tier auch stickstoffhaltige Körper, wie Hippursäure, Harnstoff und Harnsäure als Stoffwechselendprodukte aus. Es frägt sich daher, ob auch in der Pflanze Eiweiß veratmet wird oder veratmet werden m u ß. Daß Eiweiß bezw. Pepton als Atmungsmaterial dienen kann, das ist am leichtesten für Pilze nachzuweisen. Aspergillus niger z. B. kann bekanntlich mit Pepton als N- und mit Zucker als C-Quelle in ausgezeichneter Weise gedeihen, und es liegen keine Anzeichen dafür vor, daß dabei das Pepton auch als Atmungsmaterial Verwendung findet. Aber der Pilz vermag auch seinen gesamten C- u n d N-Bedarf zu gewinnen, wenn ihm Pepton als a l l e i n i g e organische Substanz zur Verfügung steht. Unter diesen Umständen muß natürlich die sonst vom Zucker geleistete Funktion vom Pepton übernommen werden. Wie das geschieht, wissen wir nicht. Es ist bekannt (Butkewitsch 1902), daß das Pepton zu Aminosäuren abgebaut wird, aus denen dann auch noch Ammoniak in je nach äußeren Umständen wechselnder Menge abgespalten wird. Eine solche Entfernung des Stickstoffes ist ja schon deshalb nötig, weil gewisse Baustoffe des Pilzes stickstofffreie Substanzen sind. Ob auch zu Atmungszwecken nur die N-freien Stoffe Verwendung finden, wissen wir nicht. Wahrscheinlich ist es aber nicht, da Butkewitsch bei anderen Schimmelpilzen die NH_3-Bildung viel geringer fand als bei Aspergillus; und auch bei diesem konnte er sie stark eindämmen, wenn er dafür sorgte, daß die Kultur nicht sauer reagierte.

Ob auch bei höheren Pflanzen Eiweiß oder andere organische N-haltige Substanz als Atmungsmaterial Verwertung findet, läßt sich nicht so leicht sagen. Es ist aber recht wahrscheinlich, daß die Veränderungen, die wir in dem der Eiweißhydrolyse entstammenden Gemisch von Aminosäuren eintreten sahen, wenn die Keimlinge im Dunkeln gehalten wurden, auf O x y d a t i o n e n beruhen. Insbesondere war von Bertel (1902) und Czapek (zuletzt 1906) behauptet worden, daß das Tyrosin in der Pflanze sehr allgemein zu Homogentisinsäure oxydiert werde; die Beobachtungen von Schulze und Castoro (1906) zeigen indes, daß sich in Czapeks Objekten keine Homogentisinsäure findet. Demnach kann man zur Zeit nichts Sicheres über den oxydativen Abbau des Tyrosins sagen. Wie dem auch sei, soviel ist sicher, daß die höhere Pflanze sich vom Tier dadurch tiefgehend unterscheidet, daß sie die Abbauprodukte der stickstoffhaltigen Substanz

nicht ausscheidet, sondern wieder im aufbauenden Stoffwechsel verwertet; sie kann also die N-haltigen wie die N-freien Endprodukte des Stoffwechsels wieder als Nährstoffe verwerten. Da die Tiere diese Fähigkeit nicht haben, so sind sie eben auf die Pflanzen angewiesen, die ihnen Kohlehydrate und Eiweiß liefern.

Schwieriger als die Frage, ob Eiweiß veratmet werden kann, läßt sich entscheiden, ob es etwa veratmet werden muß. Wir kommen am Schlusse der Vorlesung auf sie zurück, nachdem wir zuvor die Abhängigkeit des Atmungsprozesses von äußeren Einflüssen kennen gelernt haben.

Wie alle Funktionen des Organismus, so hängt auch die Atmung in mannigfacher Weise von äußeren Faktoren ab, worauf gelegentlich schon hingewiesen wurde. Der Einfluß des Lichtes macht sich nach KOLKWITZ (1899) in einer schwachen Steigerung der Atmung — wenigstens bei Pilzen — geltend, ohne daß man sagen könnte, ob das Licht etwa rein chemisch (durch Zersetzung gewisser organischer Säuren) wirkt, oder ob es tiefer greift und das Protoplasma beeinflußt. Da aber MAXIMOW (1902) die Resultate von KOLKWITZ nur teilweise zu bestätigen vermochte, so kann die Frage keineswegs für abgeschlossen gelten. Soviel ist freilich sicher, daß das Licht keinen wesentlichen Einfluß auf die Atmung nimmt; dagegen ist die Wärme von fundamentaler Bedeutung für sie. Während aber die Kurve der Abhängigkeit von der Temperatur bei weitaus den meisten physiologischen Prozessen ungefähr die gleiche Gestalt hat wie die der Assimilation (Fig. 28, S. 142), also neben einem Minimum und Maximum ein ausgesprochenes Optimum aufweist, ist das letztere für die Atmung nicht ganz sicher konstatiert. Es vertritt namentlich PFEFFER (Phys.) die Ansicht, es nehme die Atmungsintensität mit der Temperatur zu, bis diese anfängt, nachteilig auf alle Lebensprozesse einzuwirken. Es soll also die Pflanze durch diejenige Temperatur, die eine Verminderung der Atmung herbeiführt, dauernd geschädigt werden. Andere Autoren, z. B. ZIEGENBEIN (1893), KUNSTMANN (1895), STOKLASA (1903) geben auch bei der Atmung eine typische Optimumkurve an. Die Frage hat gegenwärtig zweifellos sehr an Interesse eingebüßt, weil wir bei der Atmung wie bei der Assimilation den Teil der Kurve, in dem das Ansteigen geringer wird, oder wo gar schon ein Fallen eintritt, unter allen Umständen als den Ausdruck einer Schädigung auffassen müssen (vgl. S. 142 und BLACKMANN 1905). Der Unterschied zwischen Atmung und Assimilation bestände dann nur darin, daß bei der Atmung diese Schädigung erst bei Temperaturen eintritt, die auf jegliche Tätigkeit der Pflanze lähmend wirken, während die Assimilation schon durch niedrigere Temperatur gehemmt wird. — Was das Minimum betrifft, so ist mehrfach konstatiert, daß es nicht unerheblich unter Null liegt, bei Flechten (nach JUMELLE 1892) z. B. bei —10° C. Die Steigerung der Atmung bei der maximalen Temperatur ist oft recht beträchtlich; sie beträgt z. B. in den Versuchen von CLAUSEN (1890) bei keimendem Weizen das 11-fache, bei der Lupine das 16-fache des Wertes bei 0°. Daß mit der Atmung eine Wärmeproduktion verbunden ist, sei nur nebenbei hier erwähnt, denn diese Erscheinung wird uns an anderer Stelle eingehender beschäftigen (Vorl. 19).

Von stofflichen Einflüssen auf die Atmung nennen wir zuerst

das Wasser, das indes keine spezifische Wirkung hat, sondern nur insofern, als es mit zu den allgemeinen Lebensbedingungen gehört, von Bedeutung ist. In völlig trockenen Pflanzenteilen erlischt die Atmung, und dementsprechend verharren Samen, Moose, Flechten etc., die eine Austrocknung überhaupt ertragen können, während derselben ohne nachweislichen Stoffwechsel; kleine Mengen von Wasser lassen aber sofort die CO_2-Bildung beginnen (Kolkwitz 1901). Es erscheint uns nicht unwahrscheinlich, daß die von Lewin (1905) beobachtete Atmungsverminderung an unter Druck befindlichen Samen nur die Folge eines geringeren Wassergehaltes ist. — Weiter sind dann natürlich die Stoffe von Bedeutung, die veratmet werden, und wenn sie in ungenügender Menge vorhanden sind, stockt die Atmung, so z. B. bei längerem Aufenthalt der Pflanzen im Dunkeln. Bei Pilzen (Kosinski 1901) wie Aspergillus, die keine Reserven aufzustapeln pflegen, macht sich die Entziehung der Nährlösung sofort in einer Depression der Atmung bemerkbar; solange aber der Organismus am Leben bleibt, hört die Atmung nicht ganz auf, und wenn nach vorübergehendem Hungerzustand von neuem Nährstoffe der Pflanze zufließen, so nimmt sie wieder an Intensität zu. Bei normaler Ernährung ist aber die Atmungsgröße durchaus nicht proportional dem vorhandenen veratembaren Material, und diese Tatsache ist für die Theorie der Atmung von größter Bedeutung. —

Allgemein bemerkt man eine Steigerung der Atmung, wenn die Pflanze schädlichen Einflüssen ausgesetzt wird. In dieser Weise wirken z. B. kleine Dosen verschiedener Gifte (Formaldehyd, die Salze gewisser Metalle), deren wachstumsfördernde Eigenschaften (S. 99) vielleicht mit dieser Atmungssteigerung in Verbindung gebracht werden können; die gleiche Folge haben Anaesthetica und Antipyretica (Jacobi 1899, Zalenski 1902), worauf oben S. 223 schon aufmerksam gemacht werden mußte; ebenso wirkt auch Kohlensäure, wenn sie in größerer Menge sich anhäuft; denselben Effekt haben schließlich als Nachwirkung hohe Temperatur, hoher Luftdruck, Verletzungen (Richards 1896, Smirnoff 1903, Krasnosselski 1905). Daß Stoffe, die in kleiner Menge stimulierend wirken, in größerer Konzentration hemmen, versteht sich von selbst.

Zum Schluß erwähnen wir noch den Einfluß des Sauerstoffs, desjenigen Gases, das unmittelbar an der Atmung beteiligt ist. Es ist bemerkenswert, daß die Atmung in weiten Grenzen vom Gehalt der Luft an Sauerstoff unabhängig ist; die Partiärpressung des Sauerstoffes kann gegenüber der normalen beträchtlich vermindert oder vermehrt werden, ohne daß die Atmung sofort beeinflußt wird. Dabei ist die Gegenwart oder Abwesenheit indifferenter Gase, wie des Stickstoffes, anscheinend ohne Bedeutung, die Atmung vollzieht sich also in reinem Sauerstoff nicht anders, als in gewöhnlicher Luft, die auf $^1/_5$ ihres Volums komprimiert ist; in beiden Fällen ist ja der Partiärdruck des Sauerstoffes der gleiche (1 Atm.). Erst wenn er auf 2—3 Atmosphären gesteigert wird, macht sich zunächst eine vorübergehende Zunahme der Atmung bemerkbar, welcher jedoch bald ein auf das beginnende Absterben hinweisender Abfall folgt (Johannsen 1885). Der bei höherer Sauerstoffspannung stets eintretende Tod ist aber bestimmt nicht durch die Atmungssteigerung veranlaßt, denn man kann eine solche durch andere Mittel, z. B. höhere Temperatur, in viel stärkerem Maße herbeiführen, ohne daß eine Schädigung ein-

tritt. Worin nun aber die tödliche Wirkung des vermehrten Sauerstoffzutritts begründet ist, wissen wir nicht; nur soviel ist bekannt, daß in dieser Beziehung die einzelnen Pflanzentypen sich sehr verschieden verhalten, denn von den Pflanzen, die uns jetzt allein beschäftigen, führen alle Uebergänge bis zu solchen Organismen, die schon durch Sauerstoffpressionen geschädigt werden, die weit unter den in der gewöhnlichen Luft vorhandenen liegen (vgl. Vorl. 16).

Auch von einer Verminderung der Sauerstoffspannung wird, wie gesagt, die Atmung zunächst nicht beeinflußt, und STICH (1896) konnte erst bei einem Sauerstoffgehalt der Luft von 2 Proz. oder noch weniger eine Abnahme der Kohlensäureausgabe konstatieren. Versuche in dieser Hinsicht sind indes nicht ganz einfach, weil schon lange bekannt ist, daß auch nach vollständiger Entziehung des Sauerstoffes eine Zeitlang eine Fortdauer der Kohlensäureausgabe erfolgt. Dieselbe steht bei einigen Pflanzen (Vicia faba, Ricinus) an Intensität der bei Sauerstoffzutritt beobachteten nicht nach; in der Mehrzahl der Fälle erreicht sie aber nur $^1/_3$—$^2/_3$ dieses Wertes und variiert auch bei der einzelnen Pflanze je nach ihrem Entwicklungszustand. Die bei dieser Atmung ohne Sauerstoff produzierte Kohlensäure stammt wohl aus demselben Material, das bei der normalen Atmung verbrannt wird, doch kann sie nicht einer Verbrennung ihren Ursprung verdanken, sondern sie muß durch Zerspaltung organischer Substanz entstehen, bei der neben den vollkommen oxydierten auch reduzierte Körper auftreten. Es wandern also bei dieser sog. „intramolekularen" Atmung Sauerstoffatome innerhalb des Moleküls des Atmungsmaterials. Wenn z. B. Glukose zerfällt, und aller in ihr vorhandener Sauerstoff zur Bildung von Kohlensäure verwendet würde, so bliebe ein aus C und H bestehender vollkommen reduzierter Körper neben CO_2 übrig; wenn nicht aller Sauerstoff in der Weise aufgebraucht wird, so muß sich doch immer ein im Verhältnis zur Glukose sauerstoffarmer Körper bilden, und als solchen müssen wir den Alkohol betrachten, der tatsächlich bei intramolekularer Atmung stets auftritt und oft in beträchtlicher Menge sich ansammelt (LECHARTIER und BELLAMY 1874, MAZÉ 1900). Man kann schon dadurch, daß man Samen unter Wasser einquellen läßt, den zum Eintreten der intramolekularen Atmung nötigen Sauerstoffmangel erzeugen. Dementsprechend kann man beim Zerreiben von großen Samen (Vicia faba), die zwei Tage unter Wasser waren, den Alkohol schon durch den Geruch wahrnehmen. Nach DUDE (1903) bleiben aber alle für gewöhnlich unter Luftzutritt lebenden Pflanzen unter den Bedingungen der intramolekularen Atmung nicht lange normal. Deshalb sind die großen Mengen von Alkohol, die LECHARTIER und BREFELD (1876) bei monatelangem Sauerstoffentzug in Früchten und Samen fanden, zweifellos nicht in der intramolekularen Atmung entstanden, sondern sie rühren von Prozessen niederer Organismen her, die sich auf ihnen angesiedelt hatten (vgl. Vorl. 16). Auch PALLADIN (1904) findet, daß die Kohlensäureabgabe im sauerstofffreien Raum bei grünen Pflanzen rasch abnimmt, wenn Mikroben ausgeschlossen sind. Von Interesse ist die Angabe von PETRACHEVSKY (1904), wonach der Atmungskoeffizient der Alge Chlorothecium beim Uebergang von intramolekularer zu normaler Atmung eventuell auf das Dreifache seines normalen Wertes [illegible]willt, um dann nach kurzer Zeit seine normale Größe wieder

zu erreichen. Aehnliches hat LESCHTSCH (1904) für einen Saccharomyces gezeigt. — (Vgl. S. 236.)

Daß Alkohol und Kohlensäure nicht die einzigen Produkte der intramolekularen Atmung sind, ist bekannt. Es sind namentlich noch höhere Alkohole, Säuren, aromatische Verbindungen, auch Wasserstoff nachgewiesen. Wieweit sie regelmäßig auftreten, wissen wir nicht. Selbstverständlich werden die Produkte auch nach dem veratmeten Material wechseln; Wasserstoff z. B. tritt bei reichlicher Gegenwart von Mannit auf. Verschiedene Materialien eignen sich übrigens für die intramolekulare Atmung schlecht. In dieser Hinsicht galt bis vor kurzem die Erfahrung DIAKONOWS (1886), daß überhaupt nur bei Gegenwart von Kohlehydraten eine intramolekulare Atmung möglich sei. Neuerdings hat aber KOSTYTCHEW (1904) eine solche (bei Pilzen) auch bei ausschließlicher Gegenwart von Chinasäure, Weinsäure und Pepton sicher gestellt, doch bleibt ungewiß, ob nicht aus diesen Stoffen zuerst Kohlehydrate formiert worden sind. Jedenfalls verläuft die intramolekulare Atmung ausgiebiger und sicherer bei Gegenwart von Zucker. GODLEWSKI (1904) hat gezeigt, daß bei Sauerstoffabschluß die Eiweißzerspaltung in Keimlingen etwas anders verläuft als bei Gegenwart von Sauerstoff. Die starke Ansammlung von Asparagin etc., die wir ja schon als eine sekundäre Veränderung der hydrolytischen Spaltungsprodukte bezeichnet haben, bleibt aus.

Wir können uns jetzt zu der Frage nach der Ursache der Atmung wenden (vgl. auch BARNES 1905). Man bezeichnet die Atmung als eine Verbrennung, und das ist sie auch zweifellos, wenn man nur die Endprodukte ins Auge faßt, zu denen sie führt. Betrachtet man dagegen den chemischen Vorgang selbst, so ist dieser jedenfalls sehr verschieden von dem Vorgang der gewöhnlichen Oxydation, wenigstens wenn man sich diese als eine direkte Verbindung des Sauerstoffs mit einem anderen Körper vorstellt. Zucker, Stärke, Fett, die Substanzen, die in der Zelle bei der Atmung verschwinden, vereinigen sich bei der niedrigen Temperatur, in der sich das Leben abspielt, nicht mit Sauerstoff; wenigstens ist nirgends die Bildung von Kohlensäure aus ihnen unter dem alleinigen Einfluß von Sauerstoff beobachtet worden. Es sprechen aber auch andere Gründe gegen die Annahme, die Verbrennung von Zucker im Organismus sei ohne weiteres zu vergleichen mit der Verbrennung von Kohle im Ofen; so vor allem der Umstand, daß die Atemgröße in weitem Maße unabhängig ist sowohl von der Menge des gebotenen Sauerstoffes als auch von der Menge des Atemmateriales. Ferner haben wir gesehen, daß die Verbrennung häufig keine vollständige ist, nicht zu den Endprodukten H_2O und CO_2 führt, sondern bei einem bestimmten Zwischenprodukt Halt macht, obwohl es nicht an Sauerstoff fehlt, um diese Zwischenprodukte weiter zu oxydieren.

Das hellste Licht auf die Ursache der Atmung wirft die Erscheinung der intramolekularen Atmung. Man kann diese als einen neuen Prozeß betrachten, der bei Sauerstoffmangel an Stelle der normalen Atmung tritt. Man kann aber auch — mit PFEFFER — die Grundvorgänge in beiden Prozessen für identisch halten. Diese zweite Vorstellung hat sich bei den meisten neueren Untersuchungen durchaus bewährt. Nach ihr müßte zunächst eine Zerspaltung von organischer Substanz eintreten, die sich vollzieht,

[illegible]

[illegible] in Wasser so lös- [illegible] sind wir dem- [illegible] Enzymen. [illegible] sichergestellt und [illegible] 1. die Zellen der Pilze werden stark [illegible] sind, und [illegible] BUCHNER [illegible]. 2. die Zellen werden [illegible] wie Aether oder Aceton [illegible] oder durch Kälte (PALLADIN [illegible]) rasch getötet. Bei der ersten Methode erhält man also einen Preßsaft, nach der zweiten [illegible], aber tote Zellen. In beiden Fällen konnte gezeigt werden, daß Oxydationen auch bei sorgfältigem Ausschluß von Mikroorganismen weiter gehen. Aus der überreichen Literatur greifen wir die Versuche von MAXIMOW (1904) mit Preßsaft von Aspergillus niger heraus. Dieser Preßsaft zeigt nach Zuckerzusatz einen Gaswechsel, der [illegible] dem Atmungsgaswechsel entspricht, er nimmt Sauerstoff [illegible] gibt Kohlensäure ab. Daß aber diese Atmung

auf der Wirkung zweier Enzyme beruht, von denen das eine auf Spaltung, das andere auf Oxydation der Spaltungsprodukte hinarbeitet, ergibt sich daraus, daß die Kohlensäureabgabe auch bei Ausschluß von Sauerstoff im Wasserstoffstrom fortdauert, ferner daraus, daß das Verhältnis $\frac{CO_2}{O_2}$ rasch sinkt. Der letztere Umstand erklärt sich dadurch, daß das spaltende Enzym im Preßsaft rascher vernichtet wird als das oxydierende. Eine solche Zerstörung der Enzyme hat aber nichts Auffallendes an sich, da ja im Preßsaft ein Gemisch vieler Körper vorliegt, unter denen verdauende Enzyme nie fehlen — und die Enzyme sind ja wahrscheinlich verdauliche Eiweißkörper.

Unter den spaltenden Enzymen, die zur CO_2-Bildung führen (Carbonasen; PALLADIN 1905), ist eines genauer bekannt, die sog. Zymase BUCHNERS, die Zucker in Alkohol und Kohlensäure zerlegt. Von ihr haben wir in der nächsten Vorlesung noch zu handeln. An dieser Stelle sei nur bemerkt, daß, wie schon gesagt, bei der normalen Atmung aller Wahrscheinlichkeit nach kein Alkohol gebildet wird. Das drängt uns zu der Annahme der Existenz eines mit der Zymase verwandten, aber nicht mit ihr identischen Enzyms. Weitere Betrachtungen, die sich hier anschließen müßten, liegen zu sehr auf hypothetischem Boden, als daß wir ihnen Raum geben könnten. — Auf der anderen Seite sind oxydierende Enzyme in den Pflanzen seit SCHOENBEIN in großer Zahl nachgewiesen und in letzter Zeit eifrigst studiert. Sie dürfen in ihrer Tätigkeit nicht mit dem aktivierten Sauerstoff verglichen werden. Dieser müßte, wenn er in der Zelle vorhanden wäre, alle oxydablen Stoffe angreifen, er könnte nicht den Zucker oxydieren und das Protoplasma und die Zellwand intakt lassen. Die oxydierenden Enzyme (Oxydasen) dagegen haben eine spezifische Wirkung. Die meisten der eingehend studierten Oxydasen oxydieren nun aber Körper, die uns hier nicht interessieren (vgl. CZAPEK 1907, 523), während gerade die hypothetischen Oxydasen der Kohlehydrate etc. noch wenig studiert sind.

Eine andere Auffassung der Atmung ist von BACH und CHODAT (1903) entwickelt worden. Sie knüpfen an die Oxydation der autoxydabeln Stoffe außerhalb des Organismus an, die sich wahrscheinlich in der Weise vollzieht, daß molekularer Sauerstoff vom autoxydabeln Körper unter Bildung eines Superoxydes aufgenommen wird. Superoxyde (wie z. B. das Wasserstoffsuperoxyd) aber geben unter Uebergang zum einfachen Oxyd leicht aktiven Sauerstoff ab, der dann seinerseits einen anderen schwer oxydierbaren Stoff oxydieren kann. In der Pflanze soll nun ein Enzym, das als Oxygenase bezeichnet wird, die Rolle des autoxydabeln Körpers spielen, also unter dem Einfluß des Luftsauerstoffes zu einem Peroxyd werden. Dieses Peroxyd soll dann durch ein zweites Enzym (Peroxydase) in der gleichen Weise stimuliert, d. h. zu kräftigerer O-Abgabe veranlaßt werden, wie H_2O_2 durch Ferrosalze; die abgespaltenen O-Atome sollen die Verbrennung der Kohlehydrate bewirken. Der Vorzug dieser Anschauung ist, daß sie an wohlstudierte Vorgänge anorganischer Oxydation anknüpft, ihr Nachteil aber scheint uns darin zu liegen, daß sie eine Verknüpfung zwischen Sauerstoffatmung und intramolekularer Atmung nicht erlaubt. Zu erwähnen wäre, daß auch noch ein drittes Enzym in der Pflanze nachgewiesen ist, die Katalase. Sie spaltet aus Peroxyden O_2 ab, zerstört also einen even-

tuellen Ueberfluß an Peroxyden, ohne **aktivem Sauerstoff** Ursprung zu geben (vgl. BACH und CHODAT).

Wir heben noch einmal scharf hervor, daß beide besprochenen Anschauungen noch durchaus hypothetischer Natur sind. Beiden ist gemeinsam die Uebertragung der Atemfunktion an **Enzyme**: das Protoplasma spielt nur insofern eine Rolle, als es diese Enzyme erzeugt. Früher hatte man nicht selten dem Protoplasma eine ganz andere und viel wichtigere Rolle zugeschrieben. Nach einer von PFLÜGER ausgesprochenen, auf botanischem Gebiete besonders von DETMER (1883) verteidigten Ansicht sollte das Protoplasma selbst in einem ständigen oxydativen Zerfall begriffen sein und fortgesetzt wieder regeneriert werden. Das Verschwinden von Zucker bei der Atmung erklärte sich dann nicht durch dessen direkte Oxydation, sondern durch seine Verwendung beim Wiederaufbau des oxydierten Plasmas. Diese Anschauung war nie bewiesen; sie bedarf also auch keiner ausdrücklichen Widerlegung. Wir wollen nur bemerken, daß namentlich die in Vorlesung 17 zu besprechenden Erscheinungen, die Veratmung anorganischer Stoffe, stets als Einwand gegen die PFLÜGERsche Ansicht dienen konnten. — Die oben (S. 232) gestellte Frage, ob stets Eiweiß (Protoplasma) veratmet werden **muß**, hätten wir demnach mit „nein" zu beantworten. . .

Die Atmung ist, wie ausgeführt wurde, ein Prozeß von weitgehendster Verbreitung bei den Organismen, sie ist auch ein Vorgang, der absolut notwendig ist, denn mit ihrer Sistierung, also im allgemeinen schon mit Entziehung des Sauerstoffes, pflegen wichtige Funktionen des Organismus zu erlöschen: das Wachstum und die Erscheinungen der Bewegung, sowohl der Transport von Nährstoffen (vgl. Vorl. 13 S. 193) von Zelle zu Zelle, wie die Bewegung des Protoplasmas und die Bewegungen ganzer Organe. Man kann also den Sauerstoff auch als einen unentbehrlichen Nährstoff der Pflanze bezeichnen, und damit konstatieren wir zum ersten Male die Verwendung eines **Elementes**, während die bisher besprochenen Nährstoffe Verbindungen waren. Von einem **vollen** Verständnis der Bedeutung der Atmung für die Erhaltung der Lebenserscheinungen sind wir noch weit entfernt, doch können wir wenigstens einen ungefähren Begriff von derselben gewinnen, wenn wir die energetischen Verhältnisse beachten. Beim Verbrennen von Holz oder Kohle wird Energie frei, die imstande ist, Arbeit zu leisten, wie jede Dampfmaschine demonstriert. Es muß also die ursprünglich in dem Material vorhandene Energie eine Veränderung erfahren, sie muß aus der potentiellen in die kinetische Form übergeführt werden. Ebenso muß bei der physiologischen Verbrennung von Stärke oder Zucker in der Pflanzenzelle kinetische Energie gewonnen werden, die für die mannigfachen Leistungen des Organismus offenbar unentbehrlich ist. Auch beim Zerfall organischer Substanz bei der intramolekularen Atmung muß ohne Eingreifen des Sauerstoffes ebenfalls Energie frei werden, so gut wie bei der Explosion gewisser chemischer Verbindungen, die nur in einer Umlagerung von Atomen ohne Aufnahme eines anderen Stoffes besteht. Für die höhere Pflanze genügt indes die Energie, die der intramolekularen Atmung entspringt, nicht zu Fortführung aller Lebensäußerungen. Wegen bestimmter Funktionen verweisen wir auf Vorlesung 24 und bemerken hier nur noch, daß bei dauerndem Sauerstoffentzug das Leben selbst gefährdet ist. Aspergillus blieb in Versuchen DUDES (1903) nur 4 bis $4^1/_2$ Stunden

am Leben, als ihm Zucker geboten war, und er starb schon nach 1 Stunde bezw. nach 40 Minuten, als ihm Glyzerin bezw. Weinsäure zu Gebote stand, also Stoffe, die jedenfalls weniger geeignet sind, eine intramolekulare Atmung zu unterhalten. Daraus könnte man schließen, daß die intramolekulare Atmung wenigstens den Tod verhindert, wenn sie auch für die meisten Lebensfunktionen nicht ausreicht. Nach zahlreichen neueren Angaben tritt aber nach Aufhören der intramolekularen Atmung der Tod nicht sofort ein. Keimpflanzen bleiben ohne Sauerstoff 3—5 Tage, Samen bis zu 15 Tage am Leben. In der nächsten Vorlesung aber werden wir Pflanzen kennen lernen, die ungleich besser an ein Leben ohne Sauerstoff angepaßt sind. Eine annähernde Vorstellung von der bei der Atmung möglicherweise frei werdenden Energie liefert uns die Verbrennungswärme des Ausgangsmaterials; wird dieses zu den Endprodukten der Verbrennung, CO_2 und H_2O, oxydiert, entstehen also Körper ohne Verbrennungswärme, so ist der ganze Energieinhalt bei der Atmung ausgenutzt worden; wenn aber organische Säuren oder gar Alkohol bei der Atmung enstehen, dann kommt für die Arbeitsleistung in der Pflanze nur die Differenz zwischen der Verbrennungswärme des Ausgangsmaterials und der Summe der Verbrennungswärme der Endprodukte in Betracht.

Wir können diese Vorlesung nicht schließen, ohne wenigstens mit ein paar Worten auf die Geschichte unseres Gegenstandes hingewiesen zu haben. Der Umstand, daß in grünen Pflanzenteilen bei Beleuchtung die Atmung durch die Assimilation verdeckt wird, machte die Feststellung des allgemeinen Vorkommens der Atmung außerordentlich schwierig. Doch hatten anscheinend schon INGENHOUSZ (vgl. WIESNER 1905) und noch mehr SAUSSURE eine klare Vorstellung davon, daß die Atmung in den beleuchteten chlorophyllhaltigen Teilen fortdauert, und eine dem heutigen Standpunkt des Wissens entsprechende Formulierung hätte nicht erst durch SACHS (1865) erfolgen können, wenn LIEBIG nicht die Atmung der Pflanzen direkt geleugnet hätte. Das Verdienst von SACHS lag, nachdem namentlich schon GARREAU (1851) die Atmung grüner Pflanzenteile wahrscheinlich gemacht hatte, wesentlich darin, den jetzt üblichen Sprachgebrauch geschaffen zu haben; hatte man bisher von einer „täglichen und nächtlichen Atmung" gesprochen. und damit unendlich viele Mißverständnisse verursacht, so führte SACHS die Namen „Assimilation" und „Atmung" ein.

Vorlesung 16.

Die Gärung.

Wir haben den zum Unterhalt des Lebens notwendigen destruk-[tiv]en Stoffwechsel, sofern er in einer vollkommenen Verbrennung [or]ganischer Substanz unter Produktion von Kohlensäure und Wasser [ent]steht, als A t m u n g bezeichnet. Die heutige Vorlesung soll nun [de]r G ä r u n g gewidmet sein, unter der wir ebenfalls einen Betriebs-

nichts und verhalten sich ganz wie andere Pilze, sie veratmen also die organische Substanz zu Kohlensäure und Wasser. So auf einer Nährlösung, in der Pepton gleichzeitig als C- *und* N-Quelle dient, oder auf Lösungen, die, *neben* einer passenden N-Quelle, zur Deckung des C-Bedarfes Chinasäure oder Milchzucker enthalten. Wie zu erwarten, stirbt denn auch die Hefe unter diesen Umständen rasch ab, wenn ihr der Sauerstoff entzogen wird. Ersetzen wir aber den Milchzucker durch Rohrzucker, so tritt nun unter allen Umständen, d. h. *mit oder ohne Sauerstoff*, Alkoholbildung ein. Es hängt also das Eintreten der Gärung offenbar in erster Linie vom Vorhandensein eines geeigneten Gärstoffes ab, und wir wollen deshalb auch zunächst untersuchen, welche Stoffe gärfähig sind, welche nicht. Die Hefen können nur aus *Kohlehydraten* Alkohol bilden, und es kommt ihnen dabei ein außerordentlich feines Unterscheidungsvermögen zwischen nahe verwandten Substanzen zu, wie wir das auch anderwärts gefunden haben. Die diesbezüglichen Nachweise für die Hefen verdanken wir hauptsächlich E. CH. HANSEN (1888) und E. FISCHER (1898), durch deren Untersuchungen zugleich festgestellt worden ist, daß die Ansprüche der einzelnen Spezies und Rassen ungleiche sind.

Vergärbare Kohlehydrate sind durch den Besitz von 3 Kohlenstoffatomen oder einem Multiplum davon ausgezeichnet, und zwar sind Triosen, Hexosen, Nonosen direkt vergärbar, während die komplizierteren Di-, Tri-, und Polysaccharide erst der hydrolytischen Spaltung, also der Ueberführung in Hexosen, bedürfen, ehe sie vergoren werden können. In der Natur kommen nur die Hexosen und die höheren Zucker, die in Hexosen gespalten werden können, als vergärbare Substanzen in Betracht. Unter ihnen werden die Aldo- und die Ketohexosen unterschieden, von denen die ersteren vier, die letzteren drei asymmetrische Kohlenstoffatome aufweisen. Die Struktur der *Aldohexosen* wird durch die folgenden Formeln dargestellt:

COH	COH	COH	COH	COH
H—**C**—OH	HO—**C**—H	HO—**C**—H	H—**C**—OH	HO—**C**—H
HO—**C**—H	H—**C**—OH	HO—**C**—H	HO—**C**—H	HO—**C**—H
H—**C**—OH	HO—**C**—H	H—**C**—OH	HO—**C**—H	HO—**C**—H
H—**C**—OH	HO—**C**—H	H—**C**—OH	H—**C**—OH	H—**C**—OH
CH_2OH	CH_2OH	CH_2OH	CH_2OH	CH_2OH
d-Glukose	l-Glukose	d-Mannose	d-Galaktose	d-Talose

Die vier mittleren, fettgedruckten Atome der sechszähligen C-Kette sind die asymmetrischen; die an sie gebundenen H- und OH-Gruppen können in 16-fach verschiedener Weise vertauscht werden, so daß 16 „stereoisomere" Hexosen möglich sind, von denen man bisher 12 dargestellt hat. Von diesen sind 8 die vollkommenen Spiegelbilder von 8 anderen, wie das z. B. oben aus der Formel für d- und l-Glukose zu ersehen ist; trägt ein C-Atom der einen Verbindung z. B. das H links, das OH rechts, so hat das entsprechende C-Atom des Spiegelbildes H und OH in gerade entgegengesetzter Anordnung. Hand in Hand mit der chemischen geht eine optische Struktur, die

sich in der Drehung des polarisierten Lichtes äußert. 8 Hexose drehen demnach links (l), 8 andere rechts (d). Es hat sich gezeig daß nur rechtsdrehende, aber nicht alle rechtsdrehenden Isomere gärfähig sind, nämlich d-Glukose, d-Mannose und d-Galaktose. Vergleichen wir deren Strukturformeln (S. 241), so zeigt di d-Mannose eine Vertauschung der H- und OH-Gruppen am ersten die d-Galaktose am dritten asymmetrischen C-Atom gegenüber de d-Glukose. Bei der oben noch angeführten d-Talose ist die Vertauschung am ersten und am dritten C-Atom eingetreten, und dam ist dieser Zucker aus der Reihe der gärfähigen Stoffe ausgetreten.

Die Struktur der Ketohexosen lernen wir an der d-Fruktose kennen (Lävulose):

$$
\begin{array}{c}
CH_2OH \\
| \\
C{=}O \\
| \\
HO{-}C{-}H \\
| \\
H{-}C{-}OH \\
| \\
H{-}C{-}OH \\
| \\
CH_2OH
\end{array}
$$

Man sieht, daß die Gruppierungen an den drei asymmetrischen C-Atomen völlig mit den drei unteren asymmetrischen C-Atomen der d-Glukose und der d-Mannose übereinstimmen. Dementsprechend ist die Lävulose auch gärfähig. Sie ist es aber allein von allen bekannten Ketohexosen. — Wir heben noch hervor, daß sie trotz ihrer Bezeichnung d-Fruktose links dreht.

Es sind also im ganzen vier vergärbare Hexosen bekannt. Annähernd gleich gut wird d-Glukose (Dextrose) und Lävulose vergoren, und anscheinend kaum schlechter die Mannose. Dagegen verhalten sich verschiedene Saccharomycesarten zu der Galaktose verschieden. S. Pastorianus I vergärt sie ungefähr ebenso rasch wie die drei anderen Hexosen, S. ellipsoideus vergärt sie nur langsam und S. productivus und apiculatus gar nicht. — Eine nähere Einsicht in den Zusammenhang zwischen Struktur und Vergärbarkeit haben wir bis jetzt nicht gewonnen.

Die Disaccharide sind, wie gesagt, nicht direkt gärfähig, sie müssen erst durch Enzyme unter Wasseraufnahme in Hexosen zerlegt werden. So scheiden die gewöhnlichen Bier- und Weinhefen ein Enzym aus, die Invertase (Saccharase, vgl. S. 174), das in kurzer Zeit den Rohrzucker außerhalb der Zellen in gleiche Teile von Dextrose und Lävulose zerspaltet. Die Spaltungsprodukte werden dann meistens nicht gleich schnell verarbeitet; bei vielen Hefen wird zuerst die Dextrose, bei einzelnen aber auch zuerst die Lävulose in höherem Maße konsumiert; das kann auf einer Differenz im Gärvermögen beruhen, wahrscheinlich aber spielen ganz andere Umstände eine ausschlaggebende Rolle, so z. B. das Diffusionsvermögen (Knecht 1901). In bestimmten Fällen („Monilia candida" z. B.) könnte man auch an eine direkte Vergärung des Rohrzuckers denken, denn er verschwindet bei der Gärung, ohne daß zuvor Invertzucker (= Dextrose + Lävu-

lose) an seine Stelle getreten ist; genaue Untersuchung hat jedoch gezeigt, daß auch hier eine Invertase tätig ist, die aber, weil sie nicht aus den Zellen herausdiffundieren kann, nur innerhalb derselben in Wirksamkeit tritt.

Eine große Anzahl von Hefen vermag nicht nur den Rohrzucker, sondern ebenso auch die Maltose zu hydrolysieren und die entstehenden Produkte (= 2 Mol. Glukose) zu vergären. Andere (S. Marxianus, Ludwigii, exiguus) greifen nur den Rohrzucker, wieder andere (S. apiculatus, Schizosaccharomyces octosporus) nur die Maltose an. Daraus wird man schließen müssen, daß die „Maltase" ein von der Saccharase differentes Enzym ist. Ihr Nachweis war dadurch erschwert, daß sie erst aus der durch Trocknen getöteten Zelle zu erhalten war, da sie offenbar das lebende Plasma nicht zu durchwandern vermag. Ein drittes Disaccharid, die Laktose (Milchzucker), wird wieder von anderen Hefen in d-Galaktose und d-Glukose gespalten. Diese können alle auch Maltose und Saccharose hydrolysieren. Ebenso wird das vierte natürliche Disaccharid, die Trehalose, durch gewisse Hefen verarbeitet.

Von den künstlichen Disacchariden sowie von dem vergärbaren Trisaccharid Raffinose wollen wir schweigen, da die über sie bekannten Tatsachen nichts prinzipiell Neues ergeben. Und was schließlich die Polysaccharide, wie z. B. die Stärke, betrifft, so ist uns schon bekannt, daß auch sie durch ein Enzym, die Diastase, verzuckert werden kann; im allgemeinen aber fehlt den Alkoholgärung erregenden Organismen die Fähigkeit, die Stärke auszunutzen, doch kommt eine solche einzelnen Pilzen, freilich nicht den Hefen (Saccharomyceten) zu, sondern gewissen Mucorineen, so z. B. Mucor alternans, Amylomyces Rouxii, und die Technik hat in den letzten Jahren begonnen, die Fähigkeiten dieser Pilze praktisch zu verwerten. Dagegen spalten die Hefen das Glykogen, einzelne auch die Dextrine.

Neben der Gegenwart eines vergärbaren Zuckers ist nach H. Pringsheim (1907) auch eine bestimmte Stickstoffquelle für das Eintreten der Gärung unentbehrlich. Geeignet sind Ammoniak und Aminosäuren sowie Pepton; gänzlich ungeeignet aber sind zahlreiche andere organische N-Verbindungen, die ihrem Aufbau nach den Aminosäuren ferne stehen. Dabei können diese Stoffe oft ein sehr ansehnliches Wachstum der Hefe vermitteln.

Wie schon bemerkt, wird der Zucker bei der alkoholischen Gärung in Kohlensäure und Alkohol gespalten, welche beide in ungefähr gleichen Mengen auftreten; so waren in einem Versuche Pasteurs aus 100 g Rohrzucker, die bei der Hydrolyse 105,26 g Invertzucker geben mußten, 51,0 g Alkohol und 49,1 g Kohlensäure entstanden, der Rest von ca. 5 g war für das Wachstum der Hefe und die Bildung von Nebenprodukten verwendet worden. Das Verhältnis von Kohlensäure und Zucker ist ungefähr so, wie man es erwarten muß, wenn ein Molekül Rohrzucker unter Wasseraufnahme in je vier Moleküle Kohlensäure und Alkohol zerfällt:

$$C_{12}H_{22}O_{11} + H_2O = 4\,C_2H_6O + 4\,CO_2$$
$$100\text{ g} + 5{,}3\text{ g} = 53{,}8\text{ g} + 51{,}5\text{ g}$$

Die Zerspaltung des Zuckers in Alkohol und Kohlensäure ist eine außerordentlich tiefgreifende; das sieht man am besten, wenn man die Struktur der d-Glukose mit der des Gärungsprodukts vergleicht:

$$COH \cdot (CHOH)_4 \cdot CH_2OH = 2(CH_2OH \cdot CH_3) + 2CO_2$$

Diese Spaltung läßt sich auch außerhalb der Zelle durch Einwirkung von Kalilauge bei Gegenwart von Sonnenlicht auf Glykose erzielen (DUCLAUX, zit. nach LAFAR, Mykologie IV, 377). In der Zelle aber wird sie, wie BUCHNER (1897) gezeigt hat, von einem Enzym, der Zymase oder Alkoholase bewirkt. Die Existenz dieses Enzyms konnte bis jetzt nur in der Art erwiesen werden, die wir bei den Atmungsenzymen kennen gelernt haben: es hat sich gezeigt, daß einerseits unter hohem Druck aus zerriebener Hefe gewonnener Preßsaft (BUCHNER 1897, 1903), andererseits durch Aether oder Aceton getötete und rasch getrocknete intakte Hefezellen (ALBERT 1901) den Zucker ebenso in Alkohol und Kohlensäure zerspalten wie lebende Hefe. Das Enzym kann auch hier weder aus der lebenden noch aus der toten Zelle diffundieren, solange die Zellhaut intakt ist. Nach Art von anderen Enzymen verliert es durch gewisse Gifte seine charakteristischen Eigenschaften. Aller Wahrscheinlichkeit nach ist auch die Zymase weiter nichts als ein spezifischer Katalysator. Damit lernen wir einen neuen Typus der Enzyme näher kennen, der sich von den hydrolytischen und oxydierenden durch seine Reaktionen, tiefgreifende Spaltungen, unterscheidet.

Nach BUCHNER und MEISENHEIMER (1905) verläuft die Spaltung der Glukose zu Alkohol unter Bildung von Milchsäure als Zwischenprodukt

$$COH \cdot (CHOH)_4 \cdot CH_2OH = 2(COOH \cdot CHOH \cdot CH_3)$$
$$COOH \cdot CHOH \cdot CH_3 = CO_2 + CH_2OH \cdot CH_3$$

Dementsprechend soll auch zum Preßsaft zugesetzte Milchsäure in Alkohol und Kohlensäure übergeführt werden. Als Zwischenprodukt zwischen Zucker und Milchsäure soll nach WOHL (1907) Methylglyoxal und Glyzerinaldehyd auftreten; letzteres setzt sich wieder in Methylglyoxal um.

Die Feststellung der Alkoholasen durch BUCHNER bedeutet zweifellos einen der größten Fortschritte auf dem Gebiete der Gärungsphysiologie; es verdient daher hervorgehoben zu werden, daß schon E. TRAUBE (1858) „Enzyme" als Ursache der Gärung vermutet hatte, ohne daß es ihm gelungen war, dieselben vom lebenden Substrat zu trennen.

Mit der Konstatierung der Alkoholase ist nun aber der Alkoholgärung durchaus nicht der Charakter eines Lebensprozesses genommen, denn so gut wie die Enzyme wird auch die Zymase in ihrer Entstehung und in ihrer Wirksamkeit durchaus vom Organismus abhängig sein. Wenn wir die Alkoholase rein zur Verfügung hätten, würden wir wahrscheinlich feststellen können, daß sie in ganz anderer Weise von äußeren Umständen abhängig ist als die Gärung der lebenden Zelle. So ist z. B. sehr wahrscheinlich, daß das Temperaturoptimum für die Zymase viel höher liegt als für die gärende Zelle. Wir können das aber nicht sicher erweisen, weil im Preßsaft die Zymase durch ein gleichzeitig wirksames proteolytisches Enzym um so schneller zerstört wird, je höher die Temperatur ist (BUCHNER u. HAHN 1903, S. 149). Bekannt ist ferner, daß die Zymase auch in hochkonzentrierten Zuckerlösungen tätig ist, während die Zelle bei höchstens 35 Proz. Rohrzucker die Gärung gänzlich einstellt. An

auffallendsten ist endlich die Differenz zwischen Enzym und Zelle in ihrer Abhängigkeit vom Sauerstoff.

Das Enzym spaltet den Zucker durchaus unabhängig von der Gegenwart von Sauerstoff. Zellen aber verhalten sich in dieser Hinsicht ganz verschieden. So haben wir in der vorigen Vorlesung höhere Pflanzen und Pilze kennen gelernt, bei denen eine Produktion von Alkohol nur bei Sauerstoffausschluß eintritt, bei der sog. intramolekularen Atmung. Die Zymase ist in diesen Fällen vielleicht noch nicht ganz einwandfrei nachgewiesen (Stoklasa 1904, Mazé 1904), doch ist an ihrer Existenz kaum zu zweifeln. Wir wissen aber nicht, in welchen Beziehungen sie zu den Atmungsenzymen steht, ob sie teilweise mit ihnen identisch ist, oder ob sie ein ganz anderer Körper ist. Im ersteren Fall müßte die Differenz zwischen intramolekularer und normaler Atmung darauf zurückgeführt werden, daß die primären Spaltungsprodukte bei Gegenwart von Sauerstoff anders weiter verarbeitet werden als ohne diese. Im zweiten Fall dagegen müßte der Sauerstoffmangel die Zymase in Tätigkeit setzen, während für gewöhnlich eine Oxydase wirksam wäre.

Doch nicht alle Organismen verhalten sich so. Wir verdanken Pasteur (1861 u. 1863) den Nachweis, daß pflanzliche Organismen in Beziehung auf den Sauerstoff ganz verschiedene Ansprüche machen. Auf der einen Seite gibt es solche, die nur bei Sauerstoffgegenwart ihre normale Entwicklung durchmachen können, andererseits solche, für die Sauerstoff Gift ist. Man nennt die einen aerobe oder aeróphile, die anderen anaerobe oder aerophobe. Der Unterschied ist nicht so groß wie man auf den ersten Blick glauben könnte. Wir sahen bei Betrachtung der typischen aeroben Pflanze, daß eine gewisse hohe Partiärpressung des Sauerstoffs auch für sie verderblich wird. Bei ihr liegt aber diese schädliche Sauerstoffpression weit über dem normalen O-Gehalt der atmosphärischen Luft, während sie bei typischen Anaerobionten viel tiefer liegt. Die Extreme sind indes durch Uebergänge verbunden, die sich in der Zunahme der Schädlichkeit des Sauerstoffes einerseits, in der Zunahme der Notwendigkeit des Sauerstoffes andrerseits ganz allmählich abstufen.

Die gewöhnlichen aerophilen Pflanzen können nun, wie wir sahen, durch die intramolekulare Atmung eine Zeitlang ihr Leben fristen. Die Alkoholgärung bildet einen, freilich sehr minderwertigen Ersatz für die Atmung. Bei anderen Organismen ist dieser Ersatz vollkommener. So verbrennt Mucor stolonifer bei Luftzutritt den Zucker völlig zu CO_2 und H_2O; bei Luftmangel aber tritt alkoholische Gärung ein, die im Gegensatz zu den typischen Aerobionten (z. B. Aspergillus niger S. 239) tagelang weiter geht (Kostytschew 1904a). Andere Mucorarten aber, z. B. racemosus, javanicus (Kostytschew 1904a, Wehmer 1906), verbrennen auch bei Luftzutritt niemals den Zucker glatt, sondern sie bilden stets Alkohol. Bei Luftmangel wird die normale Atmung aufgehoben, die Alkoholbildung aber nicht. Dieses Verhalten scheint allerdings für die Existenz zweier verschiedener Enzyme für Atmung und Gärung zu sprechen.

An Mucor racemosus schließt sich nun die Hefe eng an; sie hat neben der Gärfähigkeit auch das Vermögen der gewöhnlichen Atmung, und wenn Sauerstoff im Gärsubstrat vorhanden ist, wird ein Teil des Zuckers veratmet, der Rest vergoren. Eine bestimmte Quantität Hefe erzeugt aber um so mehr Alkohol, je weniger ihr die normale Atmung

ermöglicht ist, und wenn der Sauerstoff ganz fehlt, so wird aller im Betriebsstoffwechsel verschwindende Zucker vergoren. Da die Ausnutzung der Energie des Zuckers in der Atmung eine viel größere ist als bei der Gärung, so begreift man, daß im letzteren Fall mehr Zucker verbraucht wird. In einem Versuch von GILTAY und ABERSON (1894) z. B. verbrauchte 1 g Hefe Trockengewicht in der gleichen Zeit bei Luftzutritt 7 g, bei Luftabschluß 14 g Zucker. Das Maximum der Alkoholbildung bedeutet nun aber keineswegs die optimalen Lebensbedingungen der Hefe. Wachstum und Vermehrung der Hefe ist nämlich in hohem Grade von der Sauerstoffzufuhr abhängig. Bei starker Sauerstoffentziehung hört also die Vermehrung schließlich ganz auf, während die Gärung noch lange andauern kann. Leider herrscht unter den verschiedenen Autoren keine Einigkeit darüber, wie weit die Vermehrung der Hefe bei Sauerstoffausschluß geht; während sie von einigen ganz geleugnet wird, geben andere (BEIJERINCK 1894) eine solche auf das 2—3fache der Aussaatmasse an. Wie dem [illegible] Alkoholgärung [illegible] der Atmung. [illegible] entstehenden [illegible] so kann [illegible] in Nährlösung [illegible] gebeben wird. [illegible]

tionen in derselben eingehenden Weise für die Hefe bearbeitet würde, wie das durch WUND (1906) für mehrere Bakterien geschehen ist.

Wenn die Hefe auch unter den Umständen, wo eine normale Atmung möglich wäre, Alkohol bildet, so bedeutet das in energetischer Hinsicht offenbar eine Verschwendung, und es frägt sich, ob diesem Verlust ein andersartiger Gewinn gegenübersteht. Eine sehr wahrscheinliche Hypothese verdanken wir WORTMANN (1902); er erblickt im Alkohol ein Kampfmittel der Hefe gegen konkurrierende Mikroorganismen, denn in der Tat können die Hefen selbst 10—18 Proz. Alkohol ertragen, während alle anderen, in zuckerhaltigen Flüssigkeiten auftretenden Organismen schon von 4—10 Proz. Alkohol schwer geschädigt werden. Es erinnert uns diese Theorie an die Auffassung der Säurebildung bei den Schimmelpilzen, die ja auch nicht um des Energiegewinnes willen eintritt, sondern aus „biologischen Gründen". Ein Unterschied zwischen der Säurebildung durch Aspergillus und der Alkoholbildung durch Hefe liegt aber darin, daß Aspergillus die Ansäuerung seines Substrates nur soweit treibt, daß anderen Organismen der Aufenthalt verleidet wird; er hört mit der Säurebildung auf, ehe er selbst von seinem Stoffwechselprodukt geschädigt wird. Die Hefe aber produziert so lange Alkohol, bis sie selbst durch ihn vergiftet wird, und anscheinend kommen so ziemlich alle Gärungen durch ihre eigenen Gärungsprodukte schließlich zum Stillstand. Das trifft indes nur für die künstlichen Bedingungen der Reinkultur zu. In der Natur, wo stets Mischkulturen vorkommen, tritt wahrscheinlich ein solcher Selbstmord nicht ein (BENECKE in LAFAR, Mykologie I, 330).

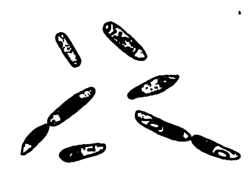
Wir sehen also, daß die Hefe von ihrer Gewohnheit, Alkohol stets zu bilden, einen Vorteil hat, und wir vermuten, daß andere Gärungserreger sich ähnlich verhalten dürften. Unter Gärung verstehen wir demnach eine Dissimilation, die nicht zur Bildung von CO_2 und H_2O führt und bei der die auftretenden Produkte eventuell eine biologische Bedeutung für den Erzeuger haben.

Keine alkoholische Gärung liefert nur Alkohol und Kohlensäure, stets treten noch Nebenprodukte auf, von denen die gelegentlich angegebene Milchsäure, da sie Intermediärprodukt zwischen Zucker und Alkohol ist, ohne weiteres verständlich ist. Anders ist das mit dem Amylalkohol (Fuselöl), dem Glyzerin und der Bernsteinsäure. Am besten sind wir über die Entstehung des Amylalkohols aufgeklärt durch den interessanten Nachweis EHRLICHS (1906), daß er aus Leucin gebildet wird. Er hat also mit der eigentlichen Alkoholgärung gar nichts zu tun, sondern er stammt aus einer stickstoffhaltigen Substanz, die sich in der natürlichen Nährlösung der Hefe schon findet oder die bei dem Eiweißabbau in der Hefe stets entstehen muß. Die Menge, in der er auftritt, kann sowohl durch eine vermehrte Zugabe von Leucin zur Nährlösung als auch durch eine verminderte Zuckerkonzentration sehr gesteigert werden; damit ist deutlich gezeigt, daß keine Beziehung zwischen der Bildung von Aethyl- und Amylalkohol besteht. — Die Quelle des Glyzerins ist noch unbekannt. Sehr unwahrscheinlich ist, daß es vom Zucker herrührt, möglich, daß es dem Fett oder Lecithin der Hefe entstammt. Seine Menge wechselt aber und hängt erstens von der verwendeten Hefeart und zweitens von deren Ernährung ab, und zwar nicht nur etwa von dem vergärenden Kohlehydrat, sondern auch von der Stickstoffquelle etc. LABORDE (1899) fand auf 100 g vergorenen Zucker

durch verschiedene Hefen 2,5—7,75 g Glyzerin gebildet; auch in WORTMANNS (1892) Versuchen mit verschiedenen Weinhefen tritt die Ungleichheit in der Glyzerinbildung stark hervor. — Die Bildung von Bernsteinsäure pflegt der des Glyzerins an Menge nachzustehen und beträgt etwa 0,5 g auf 100 g Zucker; auch sie ist beträchtlichen Schwankungen unterworfen. Da diese beiden Nebenprodukte von der Hefe auch unter Bedingungen, die eine Alkoholbildung ausschließen, gebildet werden (UDRANSZKI 1889), so haben wir es offenbar mit einem Stoffwechsel eigener Art zu tun, dessen Bedeutung nicht bekannt ist, der aber mit der Alkoholgärung nichts zu tun hat (WORTMANN 1898). — Auf die Frage nach dem Vorkommen anderer Nebenprodukte, wie Aldehyde, flüchtige Säuren etc., wollen wir hier nicht eingehen; solche bilden sich zwar ohne Zweifel ebenfalls bei reinen Hefegärungen, aber sie sind keine Gärprodukte. Uebrigens stammen viele Stoffe, die einer vergorenen Flüssigkeit einen bestimmten Charakter geben, gar nicht aus der Hefe, sondern aus dem Gärmaterial, beim Wein demnach aus der Traube.

Die Alkoholgärung, also die Bildung von Aethylalkohol, ist nicht auf die Hefe beschränkt, vielmehr findet sie sich, wie wir gesehen haben, unter bestimmten Bedingungen auch bei Schimmelpilzen und sogar auch bei höherstehenden Pflanzen. Auch einige Bakterien (vgl. S. 256 u. LAFAR IV, 399) bilden Aethylalkohol, doch tritt dieser hier nie in dem Maße dominierend auf wie bei der Hefe, er findet sich in geringer Menge neben anderen Gärprodukten, namentlich Essigsäure, Ameisensäure, Bernsteinsäure, Buttersäure, Milchsäure etc. Auch sind diese Organismen bei der Gärtätigkeit nicht so auf die Zuckerarten angewiesen wie die Hefe; viele vergären auch Glyzerin, Mannit etc.

Von besonderem Interesse ist die Entstehung höherer Alkohole in Bakteriengärungen. Die Bildung von Fuselölen bei der Branntweinbereitung, die man früher auf die Tätigkeit von Bakterien zurückführen zu dürfen glaubte, ist — wie oben besprochen — durch neuere Studien (EHRLICH 1906, PRINGSHEIM 1907) auf die Vergärung von Aminosäuren durch Hefe zurückgeführt. Daraus folgt aber nicht, daß nicht anderwärts Bakterien an der Bildung höherer Alkohole weitgehend beteiligt sein könnten. So ist durch BEIJERINCK (1894, 1899) ein Bakterium, das Propyl- und Butyl-Alkohol produziert, verhältnismäßig genau studiert, und dieses wollen wir zunächst betrachten, da es in mancher Beziehung ein interessantes Gegenstück zur Hefe bildet. Dieser Bacillus butylicus (Granulobacter butylicum BEIJERINCK) (Fig. 43) bildet Stäbchen von ziemlich bedeutender Größe; sie enthalten reichlich ein mit Jod sich blau färbendes Kohlehydrat, die sog. Granulose, und bilden schließlich unter mehr oder weniger spindelförmiger Anschwellung Endosporen. In der Natur kommt dieses Bakterium an den Früchten gewisser Gerstensorten mit großer Konstanz vor, und dementsprechend findet es sich dann auch in den aus ihnen hergestellten Mehlen. Wird ein solches Mehl durch kurzes Aufkochen verkleistert, so gehen bald darauf die Sporen, welche einer so hohen Temperatur für einige Minuten wenigstens Widerstand leisten, in Keimung über, und es tritt eine lebhafte Ver-


Fig. 43. Bacillus butylicus. Nach BEIJERINCK. Vergr. ca. 900.

mehrung des Organismus ein. Dabei wird die Stärke durch ein ausgeschiedenes diastatisches Enzym in Maltose umgewandelt, und letztere teils zum Aufbau des Organismus verwendet, teils vergoren. Die Gärung verläuft unter Entwicklung von Wasserstoff und Kohlensäure in wechselnden Proportionen; außerdem wird Propyl- und Butylalkohol gebildet. Die Ausbeute an diesen charakteristischen Produkten ist indes keine sehr große, sie beträgt etwa 1—3 Proz. der verwendeten Mehlmenge.

Bacillus butylicus unterscheidet sich nun aber — abgesehen von seinem spezifischen zymatischen Vermögen — noch in einem sehr wesentlichen Punkte von der Hefe, nämlich in seinen Ansprüchen an Sauerstoff; er ist streng anaerobiontisch. Will man eine Butylgärung erhalten, so muß man für eine gründliche Entfernung des Sauerstoffes aus dem Nährsubstrat sorgen, denn bei Verwendung von Bierwürze als Kulturmedium erweisen sich schon kleine Sauerstoffmengen als direkt schädlich. Durch Auspumpen und Durchleiten von Wasserstoff bewirkte BEIJERINCK eine weitgehende Sauerstoffentfernung, den Rest ließ er durch leicht oxydable Körper (Natriumhydrosulfid) wegnehmen. Bei völliger Abwesenheit jeglichen freien Sauerstoffes trat dann ein unbeschränktes Wachstum des Bakteriums und zugleich die lebhafteste Gärung ein. Aber auch bei Gegenwart von freilich ganz minimalen Sauerstoffspuren begann die Entwicklung des Organismus, der dann in seiner Gestalt etwas von der streng anaeroben Form abwich und keine Sporen bildete. Auf die wichtige Frage nun, ob wir es hier tatsächlich mit einem lebenden Wesen zu tun haben, das ganz ohne Sauerstoff, ganz ohne normale Atmung gedeiht, antwortet BEIJERINCK (1894 u. 1899) mit Nein, obwohl er im sauerstofffreien Raum nacheinander sieben Kulturen erzielen konnte, obwohl also eine Vermehrung von 1 auf viele Millionen, nicht wie bei der Hefe nur von 1 auf 20 oder 30 stattfand. Was ihn zu dieser Anschauung führt, ist vor allem das Verhalten des Bakteriums unter Deckglas. Viele bewegliche Bakterien suchen sich die Sauerstoffkonzentrationen auf, die ihnen am meisten zusagen, und sammeln sich dort an; bringt man sie auf einen Objektträger und bedeckt sie mit einem Deckglas, so findet nur ein sehr beschränkter Sauerstoffzutritt zu ihnen statt, und die Menge des gelösten Sauerstoffes nimmt vom Rande des Deckglases nach innen rapid ab. Echte Aerobionten sammeln sich dementsprechend in der Peripherie, echte Anaerobionten dagegen im Zentrum; Bac. butylicus aber begibt sich in eine gewisse Entfernung vom Rand, wo eine bestimmte niedrige, aber nicht die minimale Sauerstoffspannung herrscht. Auch gedeiht der Organismus auf anderem Nährsubstrat, z. B. in 1 Proz. Pepton mit $^1/_2$ Proz. Stärkekleister, ebenfalls unter Gärung nur bei leichtem Luftzutritt, und nur in der Bierwürze kann er viele Generationen hintereinander ohne freien Sauerstoff erzeugen. BEIJERINCK nimmt deshalb in der Bierwürze eine irgendwie gebundene und dem Bacillus zugängliche Sauerstoffreserve an und ist der Meinung, daß alle, auch die sog. obligaten Anaeroben, kleine Mengen Sauerstoff gebrauchen, so daß es demnach überhaupt keine Organismen gäbe, die denselben ganz entbehren können. Wenn BEIJERINCK Recht hat, so ist damit der Unterschied zwischen den Aeroben und den Anaeroben, oder wie BEIJERINCK sich ausdrückt, zwischen den Aerophilen und den Mikroaerophilen doch noch ein recht beträchtlicher; denn der Sauerstoff-

sich leicht zeigen, daß bei allen Gärungen Reduktionen auftreten. So wird ganz allgemein der nur wenig fest gebundene Sauerstoff aus dem Oxyhämoglobin von gärenden Organismen aufgenommen; das Oxyhämoglobin wird, wie wir schon bei der Alkoholgärung sahen (S. 246), zu Hämoglobin reduziert. Bekannt ist ferner die Reduktion von Indigkarmin und Methylenblau zu den farblosen Leukofarben. Gärende Flüssigkeiten, die mit einem solchen Farbstoff versetzt sind, entfärben sich, wenn sie vom Sauerstoff abgeschlossen sind, und sie werden nach Schütteln mit Luft wieder blau. Auch atmosphärischer Sauerstoff wird bei der Buttersäuregärung, wenn er in unschädlicher Konzentration geboten wird, absorbiert (Chudjakow 1896). Viele Gärungserreger haben aber auch die Fähigkeit, recht schwer zugänglichen Sauerstoff an sich zu reißen; so werden in der Natur die Nitrate und die Sulfate reduziert. Auf beide Prozesse müssen wir eingehen, schon weil sie für den Kreislauf des Lebens auf der Erde von Wichtigkeit sind.

Die Sulfatreduktion findet sich in der Natur in besonders auffallender Weise im Schlamm der Süßwässer und des Meeres (van Delden 1903). Microspira desulfuricans und eine nahe verwandte Form, die an diesen Orten leben, bilden aus den Sulfaten Schwefelwasserstoff, der in einem Versuch Deldens in der enormen Menge von 0,952 g auf 1 l Kulturflüssigkeit auftrat. Der hierbei gewonnene Sauerstoff wird in der Kohlensäure wieder gefunden, die sich auf Kosten des unentbehrlichen organischen Materials in sauerstofffreiem Raum bildet. — Außer Sulfaten werden von gewissen Bakterien Thiosulfate reduziert, und auch die Hefe bildet aus Thiosulfaten und aus Sulfiten Schwefelwasserstoff.

Man könnte nun glauben, diese Reduktionen seien die Folge des bei den Gärungen entstehenden Wasserstoffes, oder anderer stark reduzierter Körper wie etwa Methan (vgl. S. 255). In statu nascendi könnten diese die Reduktion der Sulfate ausführen, ebenso wie sie die oben besprochenen leicht reduzierbaren Stoffe reduzieren. Nun ist aber z. B. für die Hefe die Entstehung von H oder CH_4 weder nachgewiesen noch wahrscheinlich. Andrerseits reduzieren Bakterien, die reichlich H bilden und die auch Indigkarmin entfärben, Sulfate nicht. Endlich vermögen manche Bakterien, die H_2S aus Sulfaten bilden, die leichter reduzierbaren Nitrate nicht zu reduzieren. Alle diese Tatsachen sprechen dafür, daß wir es hier mit ganz spezifischen reduzierenden Agentien der lebenden Zellen zu tun haben (Omelianski 1904 in Lafar, Mykologie III, 217). Daß das enzymartige Stoffe sein dürften, dafür sprechen gewisse Beobachtungen von Hahn (in Buchner 1903), nach denen auch die getöteten Zellen noch die gleichen Reduktionswirkungen aufwiesen, wie die lebenden. Die Versuche wurden mit Hefepreßsaft, Dauertrockenhefe und mit getöteten Bakterien ausgeführt.

So wie durch die Reduktion der Sulfate etc. der Schwefel in eine Bindung gerät, in der er für die meisten Pflanzen nicht als Nährstoff verwertbar ist, so werden auch Nitrate durch Reduktion in Verbindungen übergeführt, die für die höheren Pflanzen entweder gar nicht oder wenigstens für viele weniger gut als Nitrate brauchbar sind. Nitrate können unter der intermediären Bildung von Nitriten in Ammoniak umgewandelt werden, oder sie können zu freiem Stickstoff reduziert werden, oder endlich es kann sich Stickoxyd und Stickoxydul

aus ihnen bilden (vgl. JENSEN in LAFAR, III, 182, ITERSON 1904). Der letzte Prozeß ist noch wenig bekannt, dagegen scheint Ammoniakbildung eine ganz weit verbreitete Eigenschaft bei den Mikroorganismen zu sein. Da das Ammoniak im Boden leicht absorbiert wird, so ist mit seiner Entstehung kein Stickstoffverlust für den Landwirt verbunden; anders ist das, wenn freier Stickstoff gebildet wird. Dieser Vorgang, die „Denitrifikation" im engeren Sinne, scheint gleichfalls sehr verbreitet zu sein. JENSEN (1898, 1899) hat einige Bakterien beobachtet, die nur bei Sauerstoffmangel Stickstoff abspalten und die nur bei Salpetergegenwart anaerob leben können. Es ist klar, daß sie aus dem Salpeter Sauerstoff gewinnen, und diese Ansicht läßt sich auch durch eine Beobachtung MAASSENS (1901) stützen, wonach sauerstoffreiche Körper, wie z. B. Chlorate, die Salpeterzersetzung hemmen. Vermutlich treten dann diese Chlorate an Stelle der Nitrate, und es wird ihnen der Sauerstoff entzogen, so daß sie gewissermaßen die Nitrate schützen. Nun ist aber von verschiedenen Forschern konstatiert worden, daß eine Denitrifikation auch bei Sauerstoffzufuhr möglich ist, und diese Tatsache scheint zunächst der eben entwickelten Auffassung des Vorganges nicht günstig zu sein. Wenn wir uns aber daran erinnern, daß die Hefe auch bei guter Sauerstoffzufuhr die Alkoholbildung nicht aufgibt, so werden wir wohl die Möglichkeit zugeben müssen, daß es Bakterien geben kann, die gewohnheitsmäßig den Sauerstoff aus gewissen N-Verbindungen selbst dann abspalten, wenn er ihnen in freiem Zustande zur Verfügung steht. Aus den Untersuchungen von MAASSEN geht auch schon hervor, daß gewisse Bakterien spezifische Denitrifikationsbakterien sind, d. h. eben stets denitrifizieren, während andere nur unter bestimmten äußeren Umständen eine solche Tätigkeit entfalten; die Zahl der ersteren ist offenbar eine beschränkte, während die Befähigung zur gelegentlichen Denitrifikation eine ganz weit verbreitete zu sein scheint.

Die Ursache der Nitratreduktion dürfte wie die der Sulfatreduktion in Enzymen zu suchen sein.

Im Grunde genommen ist nun zwischen der Sauerstoffentnahme aus Oxyden zum Zweck der Verbrennung von Zucker und dem Zerfall von Zucker in Alkohol und Kohlensäure oder in Buttersäure, Wasserstoff und Kohlensäure kein so großer Unterschied. Man kann im Anschluß an PASTEUR auch in diesen Spaltungen eine Sauerstoffübertragung erblicken, die freilich von einem Kohlenstoffatom zu einem anderen im gleichen Molekül erfolgt. Von diesem Standpunkte aus wäre dann Atmung und Gärung stets eine Oxydation. Während aber bei den sog. Oxydationsgärungen, bei denen verschiedene organische Säuren gebildet werden, gerade wie bei der normalen Atmung freier Sauerstoff nötig ist, verlaufen die Spaltungsgärungen ohne solchen.

In der weiteren Aufzählung von Gärungserscheinungen müssen wir uns jetzt sehr beschränken. Wir legen den Hauptwert darauf, zu untersuchen, wie die Produkte des Tier- und Pflanzenreiches durch die Gärtätigkeit niederer Organismen in einfache Körper übergeführt werden, die dann vielfach wieder höheren Pflanzen zur Ernährung dienen können. Wegen aller Einzelheiten sei auf LAFARS Mykologie verwiesen.

en wir da mit dem Alkohol, der bei Gärtätigkeit der Hefe

e haben wir zunächst zu erwähnen, daß derselbe nicht nur

in der Brauerei, Weinbereitung und Brennerei künstlich produziert wird, sondern daß er auch in der Natur überall, wo zuckerhaltige Säfte vorkommen, auftritt. So stellen sich auf der Oberfläche zahlreicher Früchte oder in den durch Blutungsdruck aus den Pflanzen austretenden Säften stets Hefen- oder andere Pilze ein, die eine Alkoholgärung bewirken. Von den dabei entstehenden Hauptprodukten ist das eine, die Kohlensäure, ein vollkommen oxydierter Körper, zu dessen weiterer Verwendung in der Pflanze ein Energieaufwand nötig ist (vgl. S. 149), und der demnach nicht imstande ist, irgend einem Organismus als Material zur Erhaltung des Betriebsstoffwechsels zu dienen, das andere Produkt aber, der Alkohol, ist sogar relativ sauerstoffärmer als Zucker, und dementsprechend kann er bestimmten Organismen als Betriebsmaterial dienen. Es ist bei früherer Gelegenheit erwähnt worden, daß der Alkohol manchen Pilzen als C-Quelle dienen kann, und man wird vermuten, daß diese ihn nicht nur zum Aufbau ihres Körpers verwenden, sondern auch veratmen. In exquisiter Weise tun das die Essigbakterien (vgl. Hoyer 1858, Henneberg 1898), die den Alkohol zu Essigsäure oxydieren. Es geht dieser Prozeß etwa nach der Formel:

$$C_2H_6O + O_2 = C_2H_4O_2 + H_2O$$

vor sich, es ist also bei der Essiggärung ein reichlicher Sauerstoffzufluß unentbehrlich. Dabei soll Kohlensäure zunächst wenigstens gar nicht auftreten; es findet also gar keine normale Atmung statt. Erst wenn der Alkohol aufgezehrt ist, wird die gebildete Essigsäure weiter zu Kohlensäure verarbeitet (ob von allen Essigbakterien?). Zurzeit kann man nicht mit Sicherheit sagen, ob es sich bei der Essigsäuregärung in erster Linie um eine Ansäuerung des Substrates handelt, die Konkurrenten ausschließt, oder nur um die Ausnutzung der chemischen Energie des Alkohols. Das letztere scheint uns unwahrscheinlich, weil dann das Stehenbleiben bei der Essigsäure unerklärlich wäre, und für die erstere Möglichkeit läßt sich der Umstand anführen, daß die Essigbakterien gegen die Essigsäure resistenter sind als andere Organismen. — Jedenfalls steht die eigenartige Tätigkeit dieser Bakterien in Zusammenhang mit einem Enzym (Buchner und Meisenheimer 1903).

Die Essigbakterien sind übrigens gar nicht so ausschließlich an die Gegenwart von Alkohol gebunden, sie können auch mit verschiedenen anderen Substanzen auskommen, die sie alle oxydieren; so verwandeln sie höhere Alkohole in die entsprechenden Fettsäuren, z. B. Propylalkohol in Propionsäure, Butylalkohol in Buttersäure; einige von ihnen oxydieren ferner Glukose zu Glukonsäure, Mannit zu Lävulose, Sorbit zu Sorbose. Außerdem ist aber für viele Essigbakterien die Bildung von Oxalsäure aus Zucker und vielen anderen organischen Verbindungen — jedoch kaum aus Alkoholen — bekannt geworden (Banning 1902). Der Zucker ist übrigens eine gute C-Quelle für die Essigbakterien und kann mit einer beliebigen N-Quelle zum Wachstum ausgenutzt werden; auch manche Säuren, z. B. die Essigsäure, dienen als Nährstoff, während der Alkohol nur als Gärstoff in Betracht kommt.

Wenn die Essigbakterien nicht selbst die Essigsäure weiter verbrennen, so sorgt dafür in der Natur ein weitverbreiteter, unter dem Namen Saccharomyces Mycoderma bekannter Organismus, und es ist

dann durch aufeinanderfolgende Tätigkeit dreier Lebewesen, der Hefe, der Essigbakterien, des Mycoderma, schließlich der Zucker zu denselben Endprodukten übergeführt, die bei normaler Veratmung in einer beliebigen Pflanze aus ihm entstehen.

Die geschilderten Zersetzungen sind nicht die einzigen, denen der Zucker und verwandte Kohlehydrate unter dem Einfluß von Mikroben in der Natur ausgesetzt sind. Sehr häufig ist z. B. die Entstehung von Milchsäure oder von Fettsäuren. Bakterien, die Milchsäure nebenbei produzieren, sind zu Dutzenden beschrieben, aber nur einige bilden diese Säure in einem solchen Maße, daß man von Milchsäuregärung reden kann. Wenn freilich, wie beim Bacillus lactis acidi, die ganze Gärung in der einfachen Spaltung von 1 Mol. Glukose in 2 Mol. Rechtsmilchsäure, oder wie beim Bac. acidificans longissimus, in 2 Mol. Linksmilchsäure besteht, dann ist von einer Gärung im alten Sinne keine Rede, denn bei diesem Prozeß ist keine Energie zu gewinnen und seine Bedeutung dürfte nur in der Ausschließung von Konkurrenten liegen. Andere Milchsäurebakterien bilden aber auch noch andere Gärprodukte.

Von Fettsäuren, die aus Zucker durch Gärungsorganismen entstehen, haben wir schon bei Gelegenheit der Besprechung des Clostridium Pasteurianum die Essigsäure und Buttersäure genannt. Daß daneben bei manchen sog. Buttersäuregärungen auch Ameisensäure auftritt, und daß andrerseits auch höhere Fettsäuren, wie Propionsäure, Palmitinsäure gelegentlich angegeben werden, sei nur kurz erwähnt. Wahrscheinlich wird die Zahl solcher Säuren beträchtlich zunehmen, wenn man mehr auf sie achtet. — Von Interesse ist, daß auch tierische Anaerobionten, Eingeweidewürmer aus der Gattung Ascaris, nach WEINLAND (1901) eine „Propionsäuregärung“ erregen.

Es wurde gleichfalls oben schon erwähnt, daß manche Buttersäurebildner nicht auf Zucker angewiesen sind, sondern auch Polysaccharide, wie Stärke und Zellulose, angreifen. Da Zellulose ein Hauptabfallprodukt der Pflanzen darstellt, so hat ihre Verarbeitung durch Mikroorganismen ein ganz besonderes Interesse für uns. Zu den Bakterien, die dies leisten, gehört z. B. eine von OMELIANSKI (1902) in WINOGRADSKYS Laboratorium studierte Form, ein Bacillus von sehr geringer Dicke (0,2 μ), der in einer Endanschwellung runde Sporen bildet, aber keine Blaufärbung mit Jod gibt. Er läßt sich in einer mineralischen Nährlösung, der schwedisches Filtrierpapier als Kohlenstoffquelle, ein Ammonsalz als N-quelle und Kreide zur Neutralisation der auftretenden Säure beigesetzt ist, unter den Bedingungen der Anaerobiose kultivieren. Die Zellulose wird erst [illegible], geht im Laufe von Monaten schließlich ganz in Lösung [illegible] und wird in Essigsäure, Buttersäure, Spuren anderer Fettsäuren, Kohlensäure und Wasser zerlegt. In einem bestimmten Fall z. B. entstanden aus 3,35 g Zellulose:

[illegible] g Essig- und Buttersäure (neben Spuren der Propionsäure),
[illegible] „ Kohlensäure,
[illegible] „ Wasserstoff.

[illegible] wird [illegible] Zellulose [illegible] Kohlehydrate [illegible] nicht geglückt. [illegible] Bacillus [illegible] zur Entstehung [illegible]

So wird also die Zellulose, die in ungeheuren Massen alljährlich von den höheren Pflanzen erzeugt wird und, einmal gebildet, zumeist von ihnen nicht mehr ausgenutzt werden kann, wieder in den Stoffwechsel der Organismen hereingezogen, und so kommen enorme Mengen von Kohlenstoff, die sonst brach liegen, in Humus, Torf, Kohle übergehen würden, wieder im Lebensgetriebe zur Verwertung. Und der genannte Bacillus ist nicht der einzige, der in diesem Sinne wirkt. Schon öfter ist behauptet worden, daß aus Zellulose auch Methan hervorgehen könne, und das reichliche Vorkommen dieses Gases an Orten, wo viel Zellulose der Zerstörung anheimfällt, spricht für die Richtigkeit dieser Behauptung. Vor kurzem ist es nun Omelianski gelungen, den Erreger dieser Methangärung der Zellulose in einem Bacillus zu finden, der dem eben beschriebenen ähnlich sieht, aber noch dünner und zarter konturiert ist. Er gedeiht in der gleichen Nährlösung wie der Bacillus der Wasserstoffgärung, vergärt aber die Zellulose zu Essigsäure, Buttersäure, Kohlensäure und Methan. In einem Versuche Omelianskis entstanden aus 2,0065 g Zellulose, die bei der Gärung verschwanden:

Methan	0,1372	g
Kohlensäure	0,8678	„
Flüchtige Säuren	1,0223	„
Sa.	2,0273	g

Es entfallen also etwa 50 Proz. der Gärprodukte auf die flüchtigen Säuren, und von diesen entsteht die Essigsäure ungefähr in 9-fach größerer Menge als die Buttersäure.

In der Natur kommen die Bacillen der „Wasserstoff“- und der „Methan“gärung vielfach gleichzeitig vor, und es war ganz außerordentlich schwierig, dieselben zu isolieren. Solange aber diese Isolierung nicht ausgeführt war, traten auch in den Kulturen die Gärprodukte beider Organismen auf, wobei bald der eine, bald der andere mehr dominierte. Man wird vermuten dürfen, daß die ungleichen Ergebnisse auch anderer Gärungen vielfach auf der Verwendung unreiner Kulturen beruhen, und es ist darum Omelianskis Arbeit (1902, 1904a) in methodologischer Hinsicht ganz außerordentlich wichtig.

Neben der Zellulose gehören die Pektine zu den Stoffen, die die pflanzliche Zellmembran aufbauen. Auch sie werden von der Pflanze nicht wieder aufgelöst, sondern sie verbleiben in den abfallenden Blättern, Zweigen etc., um dann am Boden oder im Wasser von ganz bestimmten Mikroorganismen ausgenutzt zu werden. Wir verdanken Winogradsky (1895) und Behrens (1902) den Nachweis, daß gewisse Bakterien, wahrscheinlich Buttersäurebakterien, die „Pektingärung“ in der Natur ausführen, doch ist noch nichts Näheres über die Gärprodukte bekannt. Auch manche Mucorarten lösen die Pektine auf. — Diese Pektinlösung spielt übrigens in der Praxis der Hanf- und Flachsbereitung eine Rolle, da die Isolierung der Fasern dieser Pflanzen erst nach vorhergehender Pektingärung, d. h. nach Lösung der Mittellamellen möglich ist. (Vgl. Lafar, Mykologie III, 269.)

So wie nun der bei der Alkoholgärung der Hefe entstandene Alkohol durch andere Organismen weiter verarbeitet wird, so sehen wir auch, daß die Produkte der anderen Gärungen durch spezifische Organismen ausgebeutet werden. Von der Verwertung stark reduzierter Stoffe wie H_2S, NH_3, H, CH_4 wird in der nächsten Vorlesung

zu sprechen sein. In welcher Weise die Buttersäure weiter abgebaut wird, scheint nicht näher untersucht zu sein. Dagegen hat uns OMELIANSKI (1904) mit der anaeroben Zersetzung der Ameisensäure bekannt gemacht. Sie erfolgt bei Verwendung des Kalksalzes nach der Formel:

$$Ca(CHO_2)_2 + H_2O = CaCO_3 + CO_2 + 2H_2.$$

Der Organismus dieser Gärung, das Bacterium formicicum, vermag also die denkbar einfachste organische Verbindung auszunützen, aber es braucht daneben Pepton. Dagegen kann es die nahestehenden Fettsäuren nicht verwerten, wohl aber eine Reihe von Zuckern und Zuckeralkoholen. Aus Mannit und Dulcit entstand in OMELIANSKIS Kulturen neben CO_2 und H_2 Aethylalkohol, Essigsäure, Ameisensäure und namentlich Milchsäure, event. auch Bernsteinsäure. — Somit haben wir auch für diese Alkohole eine Vergärung konstatiert. Wir fügen hinzu, daß auch für das Glyzerin häufig eine Vergärung festgestellt werden konnte.

Damit hätten wir die wichtigsten stickstofffreien organischen Stoffe berücksichtigt, die durch Gärungen verarbeitet werden können, und wir müssen uns jetzt zu stickstoffhaltigen wenden. Die Pflanze wirtschaftet, wie wir wiederholt bemerkt haben, mit dem Stickstoff sehr haushälterisch. Nur wenn ihnen ausschließlich stickstoffreiche Stoffe zur Verfügung stehen, scheiden Pilze Stickstoff in Form von Ammoniak aus. Dagegen finden wir in den Exkreten der Tiere stets Stickstoff, und vor allen Dingen der Urin enthält solchen sehr reichlich in Form von Harnstoff, Harnsäure und Hippursäure. Es ist aber schon lange bekannt, daß diese Stoffe für die autotrophen grünen Pflanzen meistens keine guten Stickstoffquellen sind; um so wichtiger ist also der Nachweis, daß sie im Boden in solche verwandelt werden können. Dabei sind wieder Mikroorganismen in maßgebender Weise beteiligt. Am bekanntesten ist die Umwandlung des Harnstoffes in kohlensaures Ammoniak, ein Vorgang, der häufig als „Harnstoffgärung" bezeichnet wird. Er vollzieht sich nach der Formel:

$$CO(NH_2)_2 + 2H_2O = CO_3(NH_4)_2;$$

somit handelt es sich einfach um eine Wasseraufnahme, ähnlich wie bei vielen Enzymwirkungen, doch ohne Spaltung. Da der Energiegewinn bei diesem Prozeß nur gering ist, so hat die Ammoniakbildung vielleicht mehr die Bedeutung, das Substrat alkalisch zu machen und damit andere Organismen auszuschließen. Freilich sind auch die Urobakterien nicht sehr resistent gegen Ammoniak. Jedenfalls ist aber die Harnstoffgärung nie die einzige Energiequelle dieser Bakterien, denn sie sind alle streng aerob. Eine Verwendung des gebildeten Ammoniaks im Stoffwechsel ist nicht bekannt. Man darf jedenfalls nicht glauben, das Ammoniak entstehe hier aus dem Harnstoff in derselben Weise, wie es anderwärts bei reiner Peptonnahrung entsteht; denn der Harnstoff dient den Urobakterien gar nicht als C-Quelle, sie können also mit ihm allein gar nicht auskommen (BEIJERINCK 1901); er kann nur ihren N-Bedarf decken. In Bezug auf den C-Bedarf verhalten sich die einzelnen Formen verschieden; die bescheidensten Ansprüche machen solche Spezies, die mit Essigsäure oder Oxalsäure auskommen, diese bilden aber auch nur wenig kohlensaures Ammoniak; schon mehr Ammon[illegible] Formen entstehen, die in Weinsäure,

noch mehr solche, die in Aepfelsäure gedeihen; die stärkste Ammoniakbildung findet sich bei Urobacillus Pasteurii und Urococcus ureae, die Fleischbouillon als C-Quelle beanspruchen, dann aber bei spurenweiser Einsaat 10—12 g Harnstoff in 100 g Flüssigkeit in wenigen Tagen vollständig zum Verschwinden bringen. Die nächste Ursache für die Bildung des Ammoniaks liegt in einem Enzym, der Urease, über deren Vorhandensein oder Fehlen viel gestritten worden ist. Neuerdings wird man nach den Befunden BEIJERINCKS an ihrer Existenz nicht mehr zweifeln, denn dieser Forscher konnte zeigen, daß auch mit Chloroform getötete Bakterien ebenso auf den Harnstoff einwirken, wie lebende; er stellte aber auch fest, daß die Urease nicht aus den Zellen herausdiffundieren kann, so daß also die früheren Angaben über gelöste Urease auf einem Uebersehen kleiner Bakterien in den betreffenden Flüssigkeiten beruhen dürften. Aus der Harnsäure entsteht ebenfalls Ammoniak; das Schicksal der Hippursäure aber haben wir hier nicht zu verfolgen. Vgl. hierüber und über die Morphologie der Urobakterien MIQUEL (in LAFAR III, 71).

Ein anderes stickstoffhaltiges Produkt, das eine große Verbreitung im Tierreich besitzt, indes aber auch bei Pilzen vorkommt, ist das Chitin. BENECKE (1905) hat einen Spaltpilz isoliert, der diesen sehr widerstandsfähigen Körper abzubauen vermag — freilich nur bei sonst günstigen Ernährungsverhältnissen und bei Luftzutritt.

Das größte Interesse von allen N-haltigen Substanzen beanspruchen endlich die Eiweißkörper, die beim Absterben aller Lebewesen den Mikroorganismen zur Ausnützung überlassen werden. Die Art und Weise ihres Abbaues (vgl. HAHN und SPIECKERMANN in LAFAR III, 85) vollzieht sich zunächst überall folgendermaßen: Sie zerfallen in Aminosäuren, ähnlich wie wir das bei der Keimung gesehen haben; aus diesen wird dann zunächst Ammoniak abgespalten, und die restierenden Säuren werden durch abwechselnde Oxydationen und Reduktionen in immer einfachere Körper übergeführt; schließlich findet sich Wasserstoff, Methan, Kohlensäure, freier Stickstoff und das schon genannte Ammoniak. Da aber im Eiweiß auch S und eventuell P enthalten ist, so treten Schwefelwasserstoff und Phosphorwasserstoff (oder Phosphorsäure) zu diesen Endprodukten hinzu. An der Bildung dieser Stoffe sind zahllose aerobe und anaerobe Bakterien und Pilze beteiligt, und es treten dabei vielfach, namentlich aus den aromatischen Aminosäuren, höchst charakteristische Zwischenprodukte auf, von denen am bekanntesten Indol und Skatol sind. Wir haben keine Veranlassung, näher auf diese einzugehen, denn für uns ist die Hauptsache, zu konstatieren, daß schließlich N-freie und N-haltige organische Substanz in einfache anorganische Verbindungen verwandelt werden, die dann teils direkt, teils erst nach Eingreifen der in den nächsten Vorlesungen zu besprechenden Organismen wieder als Nährstoffe für die autotrophe grüne Pflanze dienen können.

Vorlesung 17.

Oxydation von Schwefelwasserstoff, Wasserstoff, Methan und Ammoniak durch Bakterien. Kohlensäureassimilation ohne Licht und Chlorophyll.



wasserstoff schon in einem Gewässer vorhanden ist, so sind Sulfate ganz überflüssig. Deshalb tritt Beggiatoa auch in den Schwefelquellen auf und wächst da sogar ganz besonders üppig. WINOGRADSKY konnte nun beobachten, wie die Beggiatoen in einiger Entfernung von der Quelle allmählich in immer geringerer Menge vorkommen und wie ihr schließliches völliges Fehlen mit dem Verschwinden des Schwefelwasserstoffes aus dem Wasser zusammenfällt.

Solche Beobachtungen in der Natur lassen schon die Wichtigkeit des H_2S für das Leben der Beggiatoa erkennen; größere Sicherheit und genaueren Einblick gewähren aber erst Kulturen. Wollte man Beggiatoa in der Weise kultivieren, wie man es für die Mehrzahl der Pilze und Bakterien zu tun pflegt, wollte man ihr also ein festes oder flüssiges Substrat bieten, das reich an organischer Substanz ist, so würde sie in kürzester Zeit absterben. Bringt man dagegen eine kleine Menge der Beggiatoa auf den Objektträger, bedeckt sie mit einem Deckglas und gibt ihr täglich neues schwefelwasserstoffhaltiges Wasser (WINOGRADSKY verwandte ein natürliches aus Bad Langenbrücken stammendes Wasser, dem noch H_2S zugesetzt war), so bleibt sie nicht nur am Leben, sondern vermehrt sich bald so stark, daß man genötigt ist, von Zeit zu Zeit durch Entfernung größerer Massen für die weitere Entwicklung des Restes Platz zu schaffen. Mit einer solchen in gutem Wachstum befindlichen Mikrokultur lassen sich nun leicht die folgenden entscheidenden Versuche ausführen:

1. Die Kultur wird zweimal täglich mit Schwefelwasser versehen, das durch Stehen an der Luft seines Schwefelwasserstoffes beraubt ist. Die Beggiatoen verlieren bald ihren Schwefel, um keinen mehr zu bilden; sie gehen allmählich zugrunde.

2. Wird dagegen der Kultur das gleiche Wasser mit Zusatz von H_2S dargeboten, so entwickelt sie sich wie bisher lebhaft weiter.

Der einzige Unterschied zwischen den beiden Kulturen ist aber das Fehlen bezw. die Gegenwart des Schwefelwasserstoffes, und daraus folgt, daß dieser Stoff den Beggiatoen unentbehrlich ist, und daß sie aus ihm den Schwefel ihres Zellinhaltes bilden. Da das nur durch Oxydation möglich ist, so verlangt Beggiatoa auch unbedingt die Gegenwart von Sauerstoff, doch macht sie in Bezug auf dieses Element ihre ganz besonderen Ansprüche: ein Zuviel ist ihr ebenso unangenehm wie ein Zuwenig. Wollte nun der Experimentator die Sauerstoffzufuhr zur Kultur regulieren, so würde er unüberwindbaren Schwierigkeiten gegenüberstehen, die sofort schwinden, wenn er den Organismus selbst für das richtige Maß von Sauerstoff sorgen läßt; da Beggiatoa eine frei bewegliche Form ist, so kann sie sich, gerade so gut wie viele andere bewegliche Organismen (vgl. S. 249), die optimale Konzentration des Sauerstoffes a u f s u c h e n, wenn ihr vom Rande des Deckglases bis zur Mitte alle Abstufungen von Sauerstoffspannungen geboten werden. Läßt man einen mit Deckglas bedeckten Tropfen verdünnten Schwefelwasserstoffwassers o h n e Beggiatoen in der feuchten Kammer stehen, so bemerkt man nach einigen Stunden, daß die Bildung von Schwefelkörnchen, die sich unter dem Einfluß der Luft vollzieht, nur etwa auf eine Entfernung von einem Millimeter vom Rande aus stattfindet, während die zentrale Partie lange unoxydiert bleibt, vorausgesetzt, daß man durch öftere Erneuerung der Flüssigkeit deren Schwefelwasserstoffgehalt auf ungefähr der gleichen Höhe hält. Setzt man nun unter das Deckglas eine kräftige

Flocke von Beggiatoa, so sieht man die Fäden bald nach dem Rande hinwandern und dort in einer Entfernung von 1 mm einen dicken, weißen, mit bloßem Auge wahrnehmbaren Saum bilden. Die Beggiatoa vermeidet also die Peripherie des Tropfens, wo lebhafter Zutritt des Sauerstoffes stattfindet, ebenso wie die zentralen sauerstofffreien Partien; sie weicht aber, wenn man die Erneuerung der Flüssigkeit unterläßt, mit dem allmählichen Verbrauch des Schwefelwasserstoffes immer tiefer nach dem Zentrum des Präparates. Wenn ein Beggiatoafaden das Optimum der Sauerstoffspannung aufgefunden hat, so hat er es durch geringe Ortsveränderungen in der Hand, bald in eine H_2S-reiche Zone zu gelangen, wo überwiegend die Aufnahme dieses Gases erfolgt, bald auch wieder sich in solche Regionen zu begeben, wo die Oxydation desselben stattfinden kann.

Das Verhalten der Beggiatoa in der Natur stimmt mit dem in der mikroskopischen Kultur überein. Stets sucht sie sich im Schlamm unserer Sümpfe, ebenso wie in den Schwefelquellen, eine Region optimaler Sauerstoffspannung auf, sie lebt also in der Schwefelquelle an den flachen, vom Wasser nur überflossenen Stellen und vermeidet die tieferen Bassins. Dabei spielt freilich nicht nur der Sauerstoff, sondern auch der Schwefelwasserstoff eine Rolle, denn auch von ihm vermag sie nur eine bestimmte, nicht gerade hohe Konzentration zu ertragen.

Aber Beggiatoa sammelt nicht nur Schwefel in ihren Zellen an, sondern sie löst ihn auch wieder auf, und beide Prozesse gehen offenbar immer gleichzeitig von statten, wenn man das auch nicht direkt erkennen kann. Denn ein Verschwinden des Schwefels läßt sich eben nur dann nachweisen, wenn man seine Neubildung durch Entziehung des Schwefelwasserstoffes verhindert. Die Mengen von Schwefel, die dann verschwinden, sind ungeheuer. Als WINOGRADSKY einer gesunden Kultur alle 2—3 Stunden an einem Tag neues H_2S-haltiges Wasser zuführte, waren die Fäden am Abend mit Schwefel überfüllt (Fig. 44*a*), und als dann die H_2S-Zufuhr aufhörte, lösten sie in 12—15 Stunden diese Schwefelmassen fast völlig auf; Fig. 44*b* stellt den Faden nach 24-stündigem Verweilen ohne H_2S dar; die Fig. *c* ist 48 Stunden später der gleichen Kultur entnommen. Nach WINOGRADSKYS Schätzung verbraucht das Protoplasma einer Zelle pro Tag das Vierfache oder mehr seines Gewichtes an Schwefel. Schon diese Quantitäten lassen es als unmöglich erscheinen, daß der Schwefel zum Aufbau des Eiweißes oder überhaupt zur Synthese irgend welcher Substanzen verbraucht wird, denn das Wachstum der Beggiatoen ist ein verhältnismäßig langsames, nur selten verdoppelt ein Faden in 24 Stunden seine Länge. In der Tat läßt sich auch nachweisen, daß der Schwefel ein ganz anderes Schicksal erfährt: er wird in der Zelle weiter oxydiert, und die gebildete Schwefelsäure zersetzt offenbar schon innerhalb der Zelle die aus dem Wasser stammenden Karbonate und tritt etwa als Gips in die Kulturflüssigkeit zurück. Beggiatoa oxydiert also H_2S zu SO_3 und lagert das Zwischenprodukt Schwefel gewissermaßen als Reservestoff ab. Es müßte demnach bei Beschränkung des H_2S-Zutrittes, bei Darreichung recht verdünnter Lösungen, gelingen, diese Bakterien zu kultivieren, ohne daß es in ihrem Zellinnern zu einer Anhäufung von Schwefel zu kommen braucht. Gerade wie die S-Bildung aus H_2S, so verläuft

SO_2-Bildung ch ohne Zutun der Bakterie: während

der erstere u Zellen von Beggiatoa annähernd mit

derselben Energie sich zu vollziehen scheint wie im Wasser, hat der Organismus offenbar Mittel, die Schwefelsäurebildung sehr zu beschleunigen (Enzyme?).

In dem geschilderten Oxydationsprozeß, der, wie gesagt, für das Leben der Beggiatoen unbedingt notwendig ist, haben wir einen für diesen Organismus höchst charakteristischen Vorgang kennen gelernt, der bei weitem der Mehrzahl der Lebewesen fehlt. Er ist aber nicht die einzige Eigentümlichkeit dieser merkwürdigen Pflanze. Beggiatoa besitzt weder Chlorophyll, noch einen anderen verwandten Farbstoff, der die Vermutung aufkommen lassen könnte, sie sei autotroph; man hat sie auch stets für heterotroph gehalten. In den mikroskopischen Kulturen WINOGRADSKYS, in denen lebhafte Vermehrung eintrat, war aber das Langenbrückener Mineralwasser die einzige Nahrung, die ihr geboten wurde, und dieses enthält an Stickstoff nur Spuren von NH_3 und HNO_3 und von organischen Substanzen nur 0,0005 Proz., also verschwindende Mengen. Diese genügen aber, wie gesagt, um Leben und Wachstum zu unterhalten, obwohl sie auch in qualitativer Hinsicht nicht so sind, daß man ihnen einen besonderen Nährwert zutrauen würde. Nach der Untersuchung von FRESENIUS sollen sie wenigstens teilweise aus Ameisen- und Propionsäure bestehen. Und als WINOGRADSKY Lösungen anwandte, die Zucker, Pepton, Asparagin etc. enthielten, konnte er die Beggiatoen nie so gut wie in Langenbrückener Wasser kultivieren, meistens gingen sie sogar unter solchen Umständen rasch zugrunde.

Die Gesamtauffassung, die sich nun WINOGRADSKY auf Grund seiner Versuche vom Leben der Beggiatoen gemacht hat, ist folgende: Die Oxydation des H_2S zu SO_3 ist ein Vorgang, bei dem Energie frei wird, und diese freiwerdende Energie leistet den Beggiatoen dasselbe, was sonst durch die Atmung erzielt wird. Während die gewöhnlichen Organismen organische Substanz, Teile ihres eigenen Körpers, bei der Atmung preisgeben müssen, veratmet Beggiatoa den H_2S, und dadurch spart sie organische Substanz. So ist es auch begreiflich, daß sie in Bezug auf Qualität und Quantität der organischen Nährstoffe so bescheidene Ansprüche macht, denn sie braucht diese (wie wir einstweilen noch voraussetzen müssen — vgl. aber S. 270) nur zum Aufbau des eigenen Körpers, nicht auch zum Lebensbetrieb. Die Möglichkeit einer normalen Atmung neben der H_2S-Oxydation leugnet WINOGRADSKY freilich nicht, doch hält er sie nicht für wahrscheinlich.

An Beggiatoa schließt sich zunächst die Gattung Thiothrix an, die nach WINOGRADSKY einfach als eine festsitzende Beggiatoa zu bezeichnen wäre. Eine Nachuntersuchung dieser Form wäre aber erwünscht, da ihr Schwefelgehalt neuerdings angezweifelt worden ist (WILLE 1902, MOLISCH 1903). — Weitere farblose Schwefelbakterien (vgl. Fig. 45) sind dann von OMELIANSKI (1905), HINZE (1903) und JEGUNOW (vgl. OMELIANSKI in LAFAR III, 214) aufgefunden worden. Von Interesse sind namentlich JEGUNOWS Beobachtungen über die Bewegungen der von ihm studierten Formen. In hohem schmalem Gefäß gehalten, sammeln sich diese, wie das für Beggiatoa in Objektträgerkultur oben geschildert wurde, in einer gewissen Entfernung von der Flüssigkeitsoberfläche an, und machen von dieser Stelle aus fontänenartige Ausstrahlungen in die Tiefe der Flüssigkeit. Es bewegen sich die einzelnen Zellen in der Mitte der Fontäne abwärts und beladen sich dabei mit Schwefel; dann kehren sie auf der Außenseite des

Strahles nach oben zurück und oxydieren dort den Schwefel weiter. Die Geschwindigkeit der Bewegung ist ansehnlich; sie legen den ganzen Weg in 5 Minuten zurück.



Fig. 45. *a* Thiophysa volutans n. HINZE. Vergr. 500. *b* Thiospirillum Winogradskii n. OMELIANSKI. Vergr. 500.

An die farblosen Schwefelbakterien schließt sich ein ganzes Heer von sog. roten Schwefelbakterien (Fig. 44 *d*, *e*), deren physiologische Erforschung, wenn sie auch noch nicht zu einem befriedigenden Ziel geführt hat, doch schon heute wichtige Differenzen gegenüber Beggiatoa aufgedeckt hat. Sie sind zunächst einmal durch den Besitz eines roten, in verschiedenen Nüancen auftretenden Farbstoffes (Bakteriopurpurin) ausgezeichnet, dessen bisher bekannt gewordene Eigenschaften keine Anhaltspunkte für seine physiologische Bedeutung geben können. Sodann unterscheiden sie sich von Beggiatoa in ihrem Vorkommen, denn sie suchen stark H_2S-haltiges Wasser auf und werden selbst durch eine konzentrierte H_2S-Lösung nicht geschädigt; sie leben demnach, wenigstens scheinbar, anaerob und fliehen auch aus Orten mit größerem Sauerstoffgehalt. Endlich bewegen sie sich dem Lichte zu oder entwickeln sich stets im Licht, während Beggiatoa lichtscheu ist. Gemeinsam mit Beggiatoa ist ihnen jedoch die Verwertung des H_2S. — Da sie aber in konzentrierten Lösungen dieses Gases leben, so ist nicht einzusehen, wie sie sich da den nötigen Sauerstoff aneignen können. Nach der Darstellung WINOGRADSKYS (1888, b) geschieht das in der Weise, daß sie stets in Gesellschaft mit anderen Mikroben leben, die mit Chlorophyll versehen sind und dementsprechend CO_2 zerlegen, also O ausscheiden. Die roten Schwefelbakterien sollen dann diese Spuren von Sauerstoff aufsaugen und zur Oxydation des H_2S verwenden. Und in der Tat gelang es WINOGRADSKY nur dann, die roten Schwefelbakterien zur Entwicklung zu bringen, wenn solche grüne Formen mit ihnen vermischt wurden.

Eine andere Deutung hat ENGELMANN (1888) ausgesprochen. Er will mit Hilfe seiner früher besprochenen Bakterienmethode (S. 119) nachgewiesen haben, daß die roten Schwefelbakterien unter der Mitwirkung des Lichtes, und zwar besonders der ultraroten Strahlen, Kohlensäure zerlegen, sich also selbst den zur H_2S-Oxydation nötigen Sauerstoff verschaffen. Diese Auffassung hätte den Vorzug, daß dann für das Bakteriopurpurin eine bestimmte Deutung gewonnen wäre; es wäre dem Chlorophyll an die Seite zu stellen. Ferner wäre die Notwendigkeit des Sonnenlichtes für die roten Schwefelbakterien aus dieser ihrer Assimilationstätigkeit direkt erklärt, während seine Bedeutung nach WINOGRADSKY eine indirekte wäre. Bewiesen ist aber ENGELMANNS Anschauung keineswegs, und auch heute noch bleiben die Einwände, die WINOGRADSKY 1888 machte, bestehen. Neuerdings hat sich MOLISCH (1907) wieder mit dieser Frage beschäftigt. Er konnte mit den verschiedensten Methoden keinerlei Sauerstoffausscheidung aus Purpurbakterien erkennen; somit wird man die Existenz einer solchen jetzt unbedingt bestreiten müssen. Daraus folgt aber noch nicht, daß keine CO_2-Zerlegung stattfindet. Es könnte doch, ja es müßte sogar der dabei auftretende Sauerstoff sofort zur Oxydation des Schwefelwasserstoffes verwendet werden. An eine normale CO_2-

Assimilation bei diesen Formen wird man aber um so mehr denken müssen, als ihnen auch nach MOLISCH das Sonnenlicht, wenn nicht unentbehrlich, so doch mindestens nützlich ist. Auch in anderer Hinsicht weicht MOLISCH sehr von WINOGRADSKYS Darstellung ab. Er findet, daß die Purpurbakterien ohne Pepton nicht leben können; er rechnet freilich zu diesen Organismen auch solche Formen, die keinen Schwefel, aber den gleichen Farbstoff enthalten wie die roten Schwefelbakterien. Wie es scheint, legt er dem Schwefel keine wesentliche Bedeutung für das Leben dieser Bakterien bei. — Nach allem muß man sagen, daß weitere Untersuchungen dringend nötig sind.

Eine Gruppe von Schwefelbakterien mit wesentlich anderen Eigenschaften hat NATHANSOHN (1902) im Golf von Neapel entdeckt, und BEIJERINCK (1903) hat gezeigt, daß ähnliche Organismen auch in anderen Meeren, sowie im Süßwasser nicht fehlen. Die von NATHANSOHN beobachteten Formen oxydieren Thiosulfate zu Schwefelsäure und Tetrathionsäure entsprechend der Formel:

$$3\,Na_2S_2O_3 + 5\,O = 2\,Na_2SO_4 + Na_2S_4O_6$$

Eine Schwefelausscheidung tritt auch hier ein, aber sie geht durchaus nicht innerhalb des Organismus von statten und ist vielleicht auch ihrer Entstehung nach unabhängig von ihm. — Auf Agarlösung, die mit Meerwasser + $Na_2S_2O_3$ hergestellt ist, lassen sich diese Organismen wie andere Bakterien kultivieren und isolieren; sie zeigen auch nicht die große Empfindlichkeit gegen organische Substanzen wie Beggiatoa. Aber ein Zusatz von solchen, z. B. Zucker oder Harnstoff, nützt ihnen auch nichts, macht vor allem das Thiosulfat nicht entbehrlich. Daraus müssen wir schließen, daß die Oxydation dieser Stoffe hier vollkommen die Veratmung organischer Substanz ersetzt und durch diese nicht vertreten werden kann. — Der von BEIJERINCK studierte Thiobacillus thioparus weicht von den NATHANSOHNschen Bakterien dadurch ab, daß er nicht nur Thiosulfat, sondern auch Sulfide (Schwefelcalcium), Schwefelwasserstoff und Tetrathionat zerlegen kann. Die stets auftretende Abspaltung von Schwefel soll nach BEIJERINCK durch die Lebenstätigkeit des Organismus selbst bedingt sein; Thiosulfat soll nach folgender Formel verarbeitet werden:

$$Na_2S_2O_3 + O = Na_2SO_4 + S$$

Der Schwefel wird aber auch bei diesem Thiobacillus außerhalb der Zellen abgeschieden und er kann von einer anderen Bakterie zu Schwefelsäure weiter oxydiert werden. Hierbei sollen Nitrate reduziert werden; aus ihnen also soll der zur Oxydation nötige Sauerstoff stammen:

$$6\,KNO_3 + 5\,S + 2\,CaCO_3 = 3\,K_2SO_4 + 2\,CaSO_4 + 2\,CO_2 + 3\,N_2$$

Demnach handelt es sich hier wohl um Anaerobionten, deren Stoffwechsel entschieden noch näherer Aufklärung bedarf.

In den verschiedenen Typen von Schwefelbakterien haben wir Organismen vom größten physiologischen Interesse kennen gelernt. Es liegt nahe, sich umzusehen, ob nicht in ähnlicher Weise wie reduzierter Schwefel, auch andere anorganische Stoffe durch ihre Oxydation bestimmten Lebewesen als Energiequellen dienen können. In

der Tat haben Forschungen der jüngsten Zeit gezeigt, daß viele solche Organismen existieren, und wir haben Grund zur Annahme, daß wir noch lange nicht alle kennen. — Wir nennen zunächst die von NABOKICH und LEBEDEFF (1906) sowie von KASERER (1905, 1906), SÖHNGEN (1906), NIKLEWSKI (1906) studierten Bakterien, die zwei weitverbreitete Gärungsprodukte, den Wasserstoff und das Methan, oxydieren[1]. Es mag dieser kurze Hinweis auf diese Organismen hier genügen. Wir kommen an anderer Stelle (S. 271) ausführlicher auf sie zurück. Auch die Eisenbakterien sind hier vielleicht anzuführen. Sie sollen nach WINOGRADSKY (1888) Eisenoxydul zu Eisenoxyd verarbeiten und aus dieser Oxydation in derselben Weise Gewinn ziehen wie die Schwefelbakterien aus der Verwertung des H_2S. Leider ist aber auf die erste kurze Mitteilung WINOGRADSKYS eine ausführliche Arbeit nicht gefolgt, und seine Resultate sind inzwischen von MOLISCH (1892) nicht bestätigt worden. So läßt sich also zur Zeit nichts Sicheres über die Eisenbakterien sagen. — Von ganz besonderer Wichtigkeit sind endlich die Nitrifikationsbakterien geworden, denen die Aufgabe zufällt, das vielfach in der Natur entstehende Ammoniak zu salpetriger Säure und Salpetersäure zu oxydieren.

Dieser unter dem Namen Nitrifikation bekannte und überall im Ackerboden nachgewiesene Vorgang ist früher für eine einfache Oxydation durch anorganische Mittel gehalten worden. Die Beobachtungen von SCHLÖSSING und MUNTZ (1877—1879) über die Abhängigkeit der Nitrifikation von äußeren Umständen, vor allem ihre Beeinflussung durch die Temperatur und durch Anaesthetica, konnten dann aber nur unter der Annahme der Mitwirkung niederer Organismen erklärt werden. Von dieser Erkenntnis bis zur sicheren Isolierung der maßgebenden Bakterien war aber noch ein weiter und schwieriger Weg. Eine Menge von Autoren versuchte mit Hilfe der üblichen bakteriologischen Methoden (Nährgelatine) die Nitrobakterien aus dem Erdboden zu isolieren; nicht selten konnten sie so auch bestimmte Bakterien rein züchten, denen sie ein Nitrifikationsvermögen beischrieben. Allein die Nitrifikation bewegte sich dabei in so bescheidenen Grenzen, daß der Verdacht nicht zu unterdrücken war, es handle sich beim Auftreten der Nitratreaktion in den Kulturen weniger um eine bakterielle Tätigkeit, als um eine Absorption von Nitraten aus der Luft. Daß Nitrate in der Luft, besonders in Laboratorien, in reichlicher Menge vorhanden sind, und daß sie durch alkalische Flüssigkeiten sehr energisch absorbiert werden, ist ja bekannt (BAUMANN 1888).

Fortschritte auf diesem Gebiete haben die Arbeiten von WARINGTON (1888) und FRANKLAND (1889) gebracht; das Verdienst aber, die Physiologie der Nitrobakterien in ihren Fundamentalpunkten aufgeklärt und damit eine der wichtigsten Entdeckungen auf dem Gebiete der Physiologie gemacht zu haben, gebührt S. WINOGRADSKY (1890, 1891), dessen Darstellung wir im wesentlichen folgen wollen.

Durch die Erfahrungen, die dieser Forscher an den Schwefel- und Eisenbakterien gemacht hatte, war er in vortrefflicher Weise für das Studium der Nitrobakterien ausgerüstet. Er hatte dort höchst

[1] Nach NABOKICH ist die Oxydation des Wasserstoffes schon im Jahre 1892 von IMMENDORFF beobachtet und auf Bakterien zurückgeführt worden.

charakteristische physiologische Typen angetroffen, ausgezeichnet durch ihr vom Heer der übrigen Bakterien abweichendes Verhalten zu organischen Nährstoffen. Schon bei ihrem Studium hatten die Isolierungs- und Kulturmethoden der handwerksmäßigen Bakteriologie vollkommen versagt. Sollten nicht auch die Mißerfolge bei den Nitrobakterien dadurch veranlaßt sein, daß diese ganz spezifische Ansprüche machen und nicht nach der Schablone behandelt werden können? —

Winogradsky ging von dem Gedanken aus, es könnten die Nitrobakterien vielleicht ebenso wie die Schwefelbakterien durch die sog. guten organischen Nährstoffe geschädigt werden, und deshalb versuchte er ihre Kultur zunächst einmal in einer Flüssigkeit, die neben den nötigen Mineralstoffen nur Kaliumtartrat als C-Quelle und Chlorammonium zur Deckung des Stickstoffbedarfes und als Nitrifikationsmaterial enthielt. Wurde eine derartige Flüssigkeit mit kleinen Spuren einer Erde infiziert, in der notorisch in der Natur Nitrifikation stattfand, so blieb das gewünschte Resultat aus, auch nachdem allerlei Veränderungen in der Konzentration der Nährlösung etc. vorgenommen worden waren. Da aber schon die Beobachtungen von Heraeus (1886) die wenig günstige Wirkung organischer Substanzen ergeben hatten, so wurde fernerhin die bisherige Nährlösung ohne Kaliumtartrat verwendet. Der Erfolg war im höchsten Grade überraschend: es trat sofort eine intensive Nitrifikation ein, und damit war der Weg für weitere Studien deutlich genug gewiesen. Nachdem sich noch die förderliche Wirkung eines Karbonates der Erdalkalien gezeigt hatte, wurde stets folgende Nährlösung verwendet:

Wasser des Zürichsees	1000 g
Ammoniumsulfat	[illegible] g
Kaliumphosphat	1 g
Basisches Mg-Karbonat	5—10 g

Wurden 100 ccm dieser Lösung nach der Sterilisation mit einem minimalen Tröpfchen einer älteren gleichen Kultur geimpft, so trat im Laufe von wenigen Tagen eine starke Reaktion auf [illegible] ein, und in 14 Tagen war die ganze im Kölbchen enthaltene Ammoniakmenge verschwunden, während nicht geimpfte Kontrollösungen in der gleichen Zeit kaum eine Veränderung erkennen ließen. In einer solchen Kultur war nun aber noch eine ganze Menge von Bakterien und anderen Mikroorganismen anzutreffen, deren Zahl durch mehrfache Uebertragung in neue, gleich zusammengesetzte Nährlösung zwar abnahm, schließlich aber auf diesem Wege nicht mehr [illegible] war. Es fanden sich in dem [illegible] der [illegible] auf der [illegible] sichtbar war, und in welchen Winogradsky [illegible] sauerstoffbegierigen Nitrifikations[illegible] [illegible] Organismen. Alle wurden einzeln untersucht [illegible] war der Urheber der Nitrifikation. [illegible] an einer anderen Stelle der Kultur, nämlich auf dem [illegible] bestehenden Bodensatz, in [illegible] gefunden, die aus ursprünglich beweglichen [illegible] Zeit [illegible] schwärmenden, ovalen Bakterien [illegible] Winogradsky, nachdem die [illegible] große Schwierigkeiten zu überwinden [illegible] kultur gelungen war. [illegible]

Hinsicht ganz außerordentlich lehrreich sind, wollen wir doch nicht näher auf sie eingehen, vielmehr unseren Bericht auf die mit den Reinkulturen gewonnenen Resultate beschränken und wollen da zuerst die Nitrifikation, dann das eigenartige Verhalten in Bezug auf die Ernährung mit Kohlenstoff besprechen.

Im Verlauf seiner Studien bemerkte WINOGRADSKY bald, daß die Nitrifikation bedeutend gefördert wird, wenn man das Ammoniak stets nur in kleiner Menge zusetzt und sofort nach Verbrauch ersetzt. Dementsprechend gab er seinen Kulturen stets nur 0,04—0,1 g Ammonsulfat auf einmal zu und konnte dann schon in seiner zweiten Mitteilung über recht beträchtliche Nitrifikationsresultate berichten. Eine Kultur z. B. oxydierte in 37 Tagen 860 mg, eine andere in 30 Tagen 930 mg Ammonsulfat; das macht im Durchschnitt pro Tag 4,93 mg bezw. 6,6 mg nitrifizierten Stickstoffes. Was aber in diesen Kulturen auffiel, das war, daß nicht die ganze Menge des nitrifizierten Stickstoffes in Nitrat umgewandelt, sondern immer ein Teil, und zwar eine wechselnde Menge, in Nitrit übergeführt wurde. Auch die FRANKLANDS (1890) hatten in ihren Kulturen Nitritbildung beobachtet, während im Erdboden stets alles Ammoniak in Nitrat übergeführt wird. WINOGRADSKY war anfangs geneigt, die Nitritbildung als eine Folge ungünstiger Kulturbedingungen zu betrachten und versuchte namentlich den Luftzutritt zu steigern, indem er größere aber flachere Flüssigkeitsschichten anwandte als bisher. In der Tat erzielte er, als eine Kultur, die bisher pro Tag 9 mg N nitrifiziert hatte, eine mehr als 4mal vergrößerte Oberfläche erhielt, eine sehr bedeutende Zunahme der Nitrifikation auf 22,7 mg N pro Tag. Im übrigen aber trat der erwartete Effekt durchaus nicht ein, denn statt einer Abnahme trat sogar eine Zunahme der Nitrite ein. Somit mußte die Ursache der Nitrat- bezw. Nitritbildung eine tiefere sein, und es gelang WINOGRADSKY bald festzustellen, daß immer zuerst die Bildung des Nitrites eintritt und meist erst nach dem Verschwinden des Ammoniaks die weitere Oxydation der Nitrites zu Nitrat erfolgt.

Nun war die Frage zu beantworten, ist es ein und derselbe Organismus, der die Nitrit- und die Nitratbildung besorgt, etwa so, wie nach manchen Autoren die Essigbakterien zunächst den Alkohol in Essigsäure überführen, um dann später auch noch die Essigsäure weiter zu veratmen, oder ist ein bestimmter Organismus der Nitritbildner, ein anderer der Nitratbildner?

Daß die letztere Möglichkeit realisiert sei, wurde schon durch gewisse Erfahrungen wahrscheinlich; wenn nämlich im Stadium der lebhaftesten Nitritbildung aus einer Kultur Tochterkulturen angelegt wurden, so fand in diesen nur Nitritbildung statt. Möglich war freilich, daß der Organismus sich verändert und die Fähigkeit Nitrat zu bilden verloren hatte; wahrscheinlicher dagegen, daß ein glücklicher Zufall nur den Nitritbildner in die neue Kultur gebracht hatte, und daß also in den bisherigen Versuchen mindestens noch zwei Organismen nebeneinander gewirkt hatten, deren kombinierter Aktion die Ueberführung des Ammoniaks in Nitrat zu verdanken wäre. Im Verlauf seiner Studien hat nun WINOGRADSKY wirklich den Beweis erbracht, daß es zweierlei Nitrobakterien gibt, solche, die nur als Nitritbildner, andere, die nur als Nitratbildner funktionieren. Beide halten an ihrer spezifischen Tätigkeit dauernd fest und bedürfen zu deren Ausübung,

behauptet worden war, daß die Nitrobakterien imstande sind, aus Kohlensäure organische Substanz aufzubauen; sie sind also so gut wie die grünen, chlorophyllführenden Pflanzen autotrophe Organismen. Wir haben früher gesehen, daß die Bildung organischer Substanz aus Kohlensäure notwendigerweise mit einem Energieaufwand verknüpft ist, und daß das Sonnenlicht der grünen Pflanze eben die zur C-Assimilation nötige Energie liefert. Anders bei den Nitrobakterien: sie assimilieren die Kohlensäure auch in konstanter Finsternis, wenn ihnen nur Ammoniak bezw. Nitrit zur Verfügung steht, die sie mit Hilfe des Sauerstoffes oxydieren können. Es leuchtet ein, daß die bei der Oxydation des Ammoniaks gewonnene Energie hier die Stelle der Lichtenergie bei den grünen Pflanzen einnimmt, und darum ist auch begreiflich, daß WINOGRADSKY ein ganz bestimmtes Verhältnis zwischen der gebildeten organischen Substanz und dem verbrannten Ammoniak auffand: im Mittel mußte nämlich zum Aufbau von 1 mg organisch gebundenen Kohlenstoffs 35,4 mg Stickstoff verbrannt werden. Die einzelnen Bestimmungen weichen nur wenig vom Mittel ab:

N oxydiert:	722,0	506,1	928,3	815,4
C assimiliert:	19,7	15,2	26,4	22,4
Verhältnis:	36,6	33,3	35,2	36,4

Diese Angaben WINOGRADSKYS datieren noch aus der Zeit, als er die Verschiedenheiten der Nitrit- und Nitratbildner nicht kannte, sie beziehen sich also auf deren Gesamttätigkeit. Sie würden wahrscheinlich erheblich modifiziert, wenn mit Reinkulturen der einen oder der anderen operiert würde. Denn tatsächlich zeigen diese in Beziehung auf ihre Fähigkeit, den Stickstoff zu oxydieren, sehr große Differenzen. In einer Nitritbildnerkultur stieg die Menge des täglich oxydierten Stickstoffes von 3,0 mg am 5. Tag allmählich auf 20 mg nach 4 Wochen, während der energischste Nitratbildner selbst nach 6 Wochen nicht mehr als 10 mg N pro Tag zu oxydieren vermochte. So ist es sehr natürlich, daß nicht nur die Oxydations-, sondern auch die Assimilationsenergie beider Formen eine ganz verschiedene ist.

Doch dies aufzuklären, wird Aufgabe weiterer Forschung sein, die überhaupt auf diesem ganzen Gebiete noch viel zu leisten hat. So sind wir z. B. noch gänzlich im unklaren darüber, wie die Ca-Assimilation vor sich geht, welches das erste Assimilationsprodukt ist. Es ist ja nicht nötig, daß der Prozeß sich in der gleichen Weise vollzieht wie bei den grünen Pflanzen, d. h. daß die CO_2 unter Abspaltung von O_2 verarbeitet wird. WINOGRADSKY glaubte sogar ein entscheidendes Argument gegen diese Möglichkeit zu haben. Er sagte sich, wenn bei der Assimilation Sauerstoff frei würde, so müßte derselbe die Nitrifikation unterhalten können, gerade so gut wie die Atmung der grünen Pflanze durch den bei der Assimilation frei werdenden Sauerstoff ermöglicht wird. Dabei berücksichtigt aber WINOGRADSKY nicht das quantitative Verhältnis zwischen N-Oxydation und C-Assimilation bei den Nitrobakterien, das ja total anders ausfällt als das Verhältnis zwischen Atmung und Assimilation bei der grünen Pflanze: bei den Nitrobakterien würde der im Assimilationsprozeß gebildete Sauerstoff bei weitem nicht zur Deckung der Nitrifikation ausreichen, bei einer grünen Pflanze dagegen liefert di

Assimilation viel mehr Sauerstoff als in der Atmung verbraucht werden kann. Also möglich wäre auch bei den Nitrobakterien die Abspaltung des Sauerstoffs aus der Kohlensäure und die Bildung von Kohlehydraten; es könnte sich aber auch (nach WINOGRADSKY) aus der Vereinigung von CO_2 und NH_3 direkt Harnstoff bilden, und aus diesem könnten die weiteren organischen Substanzen der Nitrobakterien entstehen. Das Verhalten der Nitrobakterien zu Harnstoff spricht aber nicht für diese Hypothese.

Die Bildung organischer Substanz aus Kohlensäure ist nicht der letzte Punkt, der uns an den Nitrobakterien interessiert. Von Wichtigkeit ist auch ihr Verhalten zu solchen organischen Substanzen, die ihnen von außen geboten werden. Wie besprochen, hinderte schon Kaliumtartrat und Gelatine in WINOGRADSKYS Versuchen das Gedeihen dieser Mikroben. Erst vor kurzem hat dann WINOGRADSKY gemeinsam mit OMELIANSKI (1899) in eingehenderer Weise die Wirkung organischer Substanzen untersucht; seine Resultate sind in folgender Tabelle zusammengefaßt:

	Nitritbildner		Nitratbildner	
Glykose	0,025—0,05	0,2	0,05	0,2—0,3
Pepton	0,025	0,2	0,8	1,25
Asparagin	0,025	0,3	0,005	0,5—1,0
Glyzerin	> 0,2	—	0,05	> 1,0
Harnstoff	> 0,2	—	0,5	> 1,0
Essigs. Natrium	0,5	> 1,5	1,5	3,0
Buttersaur. Natrium	0,5	> 1,5	0,5	1,0
Fleischbrühe	10,0	20—40	10,0	60,0
Ammoniak	—	—	0,0005	0,015

In jeder ersten Kolumne sind die schwächsten Dosen (in Proz.) angegeben, die die Entwicklung schon hemmen, in jeder zweiten Kolumne die schwächsten Dosen, die sie völlig aufheben. Das Zeichen > bedeutet: „mehr", aber vermutlich nicht viel mehr als die folgende Zahl. (Man vgl. auch BOULLANGER und MASSOL 1903, 1904).

Aus dieser Tabelle kann man mehrere wichtige Tatsachen entnehmen:

1. Die organischen Substanzen sind durchaus nicht gleichgültig für die Nitrobakterien, sondern sie wirken geradezu als Antiseptica. Ihre antiseptische Wirkung steht vielfach derjenigen von Karbolsäure etc. für die gewöhnlichen Bakterien nicht nach. Die Nitrobakterien sind also viel extremer autotroph als die grünen Pflanzen; denn die letzteren sind doch wenigstens fakultativ heterotroph, sie können mit von außen zugeführter organischer Substanz wirtschaften. Man sollte freilich glauben, daß ähnliches auch bei den Nitrobakterien erreichbar sei, wenn einmal ihr erstes Assimilationsprodukt bekannt ist.

2. Gerade die Stoffe, die für die gemeinen Bakterien oder überhaupt für die gewöhnlichen Heterotrophen als beste Nährstoffe bekannt sind, hemmen die Nitrifikation am meisten.

3. Das Nitritbakterium ist viel empfindlicher gegen organische Substanzen als das Nitratbakterium. Umgekehrt ist der Nitratbildner von einer geradezu erstaunlichen Empfindlichkeit gegen Ammoniak; Ammoniak wirkt stärker antiseptisch auf ihn als Sublimat auf andere Organismen.

Man sollte demnach glauben, daß in der Natur die Nitratbildung immer erst dann einsetze, wenn die Nitritbildung alles vorhandene

Ammoniak aufgebraucht hat. In Wirklichkeit finden aber im
boden Nitrit- und Nitratbildung stets gleichzeitig statt. Das r
daher, daß die schädigende Wirkung des Ammoniaks nur die E
wicklung des Nitratbildners trifft, während die erwachse
Zellen viel weniger empfindlich sind (BOULLANGER und MASSOL 1
Ob die Tätigkeit des Nitritbildners im Boden wirklich erst dann
ginnt, wenn die organischen Substanzen (tote Tiere und Pfla
Exkremente) durch die gemeinen Gärungserreger völlig zersetzt
so daß ihr Kohlenstoff in CO_2, ihr Stickstoff in NH_3 oder N t
geführt ist, das müssen wir dahingestellt sein lassen (LÖHNIS 1
Eine solche scharfe Trennung zwischen Nitrifikation und Vergä
organischer Substanz könnte ja von Bedeutung sein, weil ander
die gebildeten Nitrate eventuell nicht der grünen Pflanze zu
kämen, sondern Gärungserregern zum Opfer fielen, die sie den
zierten.

An dieser Stelle sei noch hervorgehoben, daß die Nitrobakt
nicht bloß im Ackerboden ihre Tätigkeit entfalten, wo ihnen d
die Düngung Ammoniak geliefert wird, sondern daß sie sich
im Meeresboden vorfinden, wo THOMSEN (1907) wenigstens die N
bildner allgemein verbreitet, die Nitratbildner aber nur in der
der Küste nachgewiesen hat. Außerdem siedeln sich, wie s
WINOGRADSKY festgestellt hat, die Nitrobakterien auch auf nac
kalkhaltigem Gestein an. Sie führen hier die geringen Mengen
gebundenem Stickstoff, die ihnen der Regen aus der Luft mitbr
in Salpetersäure über. Sie zersetzen aber auch den Kalk und ma
dadurch den Felsboden für höhere Pflanzen zugänglich. So sind
Nitrobakterien die ersten Besiedler des Kalkfelsens, und es
wenigstens von den Nitratbildnern völlig unabhängig vom
und unabhängig von anderen Organismen organische Substanz
bildet. Da Ammoniak wohl stets von Organismen abstammt, so
das für die Nitritbildner nicht; den Nitratbildnern stehen ja abe
durch elektrische Entladungen in der Luft gebildeten Nitritme
zur Verfügung.

Wenn wir jetzt, nach Besprechung der Nitrobakterien, zu
blicken auf die Verhältnisse, die wir bei den farblosen Schwefe
terien angetroffen haben, so erscheinen uns diese in einem
neuen Licht. Nicht nur die vollkommene Analogie zwischen der
atmung von NH_3 einerseits und von SH_2 andrerseits springt in
Augen, sondern auch der schlechte Erfolg organischer Nährstoffe
Beggiatoa gibt zu denken. Es ist im höchsten Grade wahrschei
(WINOGRADSKY 1890, S. 275), daß auch die Schwefelbakterien a
trophe Organismen sind, und daß sie bei vollkommenem Aussch
organischer Nährstoffe noch besser gedeihen als mit den i
gebotenen „schlechten" Nährstoffen. Man muß sich nur wund
daß dieser Versuch nicht schon längst ausgeführt ist. Für
Bakterien, die Thiosulfate oxydieren, ist durch NATHANSOHN der N
weis geführt, daß sie ohne organische Substanz bei bloßer Ge
wart von Kohlensäure eine dauernde Vermehrung ihrer Troc
substanz erfahren. Andrerseits hat NATHANSOHN auch zeigen kön
daß eine Zugabe von organischer Substanz diesen Bakterien
nichts nützt, keinen Ersatz bietet für die Kohlensäure. Es han
sich also um obligat autotrophe Formen. Die zur Verarbeitung

CO_2 nötige Energie, die der grünen Pflanze vom Licht gestellt wird, liefert bei ihnen die Oxydation des Thiosulfats.

Auch der Methanbazillus SÖHNGENS (1906) ist autotroph. Große Mengen des im Methan gebotenen Kohlenstoffs werden zum Aufbau seiner Zellen verwertet; ob sie freilich zunächst in CO_2 verwandelt werden, oder ob Methan als solches assimiliert wird, wissen wir nicht. Immerhin könnte man auch im letzteren Fall von Autotrophie sprechen. In einem Kolben mit ca. 100 ccm rein mineralischer Nährlösung wurden in 14 Tagen 225 ccm Methan verbraucht, wovon 126 ccm zum Aufbau der Bakterien und 99 ccm zur Bildung von Kohlensäure verwendet waren. Sauerstoff wurden 149 ccm aufgenommen.

Was endlich die wasserstoffoxydierenden Bakterien betrifft, so sind über sie die Untersuchungen noch in vollstem Fluß. Wenn wir von den wohl etwas phantastischen Angaben KASERERS (1906) absehen und uns an die Untersuchungen NIKLEWSKIS (1906) halten, dann wären diese in Reinkultur noch nicht gewonnenen Organismen zweifellos zu einer Verarbeitung von CO_2 befähigt, wenn sie Wasserstoff oxydieren können. Von dem Gros der autotrophen Bakterien aber würden sie sich durch ihre fakultative Heterotrophie unterscheiden. Sie können bei geeigneter organischer Nahrung (Acetate, weniger gut andre organisch saure Salze) auch ohne Wasserstoff existieren; die organischen Stoffe dienen dann sowohl für den Aufbau der Körpersubstanz, als auch für den destruktiven Stoffwechsel.

Unter diesen Umständen kann man vermuten, daß die Wasserstoffbakterien überhaupt nie ohne eine Veratmung organischer Substanz auskommen. Für die Mehrzahl der anderen in dieser Vorlesung besprochenen Bakterien ist diese Frage noch offen; bei keinem freilich kann eine solche „normale Atmung", wenn sie überhaupt existiert, die Oxydation der spezifischen anorganischen Stoffe ersetzen. Für die Thiosulfatbakterien aber ist sichergestellt, daß eine Veratmung von organischer Substanz überhaupt nicht existiert. Damit ist also erwiesen, daß nicht etwa die lebende Substanz selbst einem fortwährenden Zerfall unterliegen muß, der zur Erhaltung des Lebens nötig wäre (vgl. S 238).

Vorlesung 18.

Stickstoffbindung. Symbiose und Metabiose. Kreislauf des Kohlenstoffes und des Stickstoffes.

Wir haben in Vorlesung 16 gesehen, daß unter dem Einfluß von Mikroorganismen freier Stickstoff aus Salpetersäure und aus Eiweiß abgespalten werden kann. Da früher Organismen, die den Stickstoff zu binden vermögen, nicht bekannt waren, so glaubte man, daß fortgesetzte solche Verluste an gebundenem Stickstoff schließlich die Existenz lebender Wesen auf der Erde unmöglich machen müßten (vgl. BUNGE 1889).

Tatsächlich ist aber schon lange bekannt, daß in gewissen Ackerböden eine meßbare Anreicherung von gebundenem Stickstoff stattfindet, die nur auf einer Bindung des gasförmigen Stickstoffes beruhen kann, und bereits 1892 stellte BERTHELOT fest, daß diese N-Bindung eine Leistung von Bakterien sein müsse, da sie nach Erwärmung des Bodens auf 100° zum Stillstand kommt. Die ersten eingehenden Studien über diese Bakterien verdanken wir WINOGRADSKY.

WINOGRADSKY (1895) benutzte die Erfahrungen, die er bei der Kultur von Schwefel- und Nitrobakterien gemacht hatte, und begann seine Studien über die stickstoffbindenden Organismen, indem er eine Nährlösung verwendete, die neben Dextrose die üblichen Nährsalze enthielt, aber völlig frei von allen Stickstoffverbindungen war. Er hoffte bei dieser „elektiven Kultur" dem gesuchten Organismus alle Bedingungen zu seinem Fortkommen zu bieten und ihn so zu isolieren, da die gewöhnlichen Bodenbakterien, die ohne gebundenen Stickstoff nicht wachsen können, ausgeschlossen waren. Seine Erwartungen wurden auch nicht getäuscht. Nachdem die Kulturflüssigkeit in niedriger Schicht in Gläser gebracht und mit etwas Ackererde geimpft war, zeigte sich bald der Beginn einer lebhaften Buttersäuregärung, und es traten rundlich-höckrige Bakterienzooglöen auf. Wurde die gebildete Säure neutralisiert, so ging die Gärung ohne Abschwächung weiter, bis der ganze Zucker aufgebraucht war. Daß dabei, abgesehen von den Gärprodukten, die Flüssigkeit eine wesentliche Veränderung erfahren hatte, das zeigte sich daran, daß nach vollendeter Gärung zunächst Schimmelpilze auf den Bakterienzooglöen auftraten, und daß sich schließlich, nachdem die Schimmel die Buttersäure verzehrt hatten, auch grüne Algen einstellten. Alle diese Organismen waren anfangs in der Flüssigkeit nicht existenzfähig, weil es an gebundenem Stickstoff fehlte; ihr Auftreten nach der Gärung machte daher schon die Gegenwart von gebundenem Stickstoff wahrscheinlich, und die chemische Analyse stellte sie sicher.

Die mikroskopische Untersuchung der Zooglöen ergab nun 2 Fadenbakterien und ein Clostridium (d. h. ein Bakterium, das bei der Sporenbildung spindelförmig anschwillt). Leicht gelang es, die Fadenbakterien zu isolieren und zu kultivieren, denn sie zeigten sich als gewöhnliche Saprophyten, die freilich in Beziehung auf Stickstoff außerordentlich geringe Ansprüche machen, aber durchaus nicht imstande sind, selbst Stickstoff zu binden; auch sind sie **nicht** die Ursache der Buttersäuregärung. So konzentrierte sich das Interesse auf die dritte Form, das Clostridium Pasteurianum (Fig. 47), das wir schon kennen. Seine Isolierung machte aber sehr große Schwierigkeiten und gelang erst, als man es im luftleeren Raum auf Karotten aussäete. Wurde es aber in Reinkultur von diesem Substrat wieder in die ursprüngliche stickstofffreie Nährlösung gesetzt, so blieb Gärung und Stickstoffbindung



Fig. 47. Clostridium Pasteurianum. *1.* Vegetative Stäbchen. *2.* Sporenhaltige Spindelstäbchen. *3.* Aufgerissene Spindelstäbchen mit Sporen. *4.* Keimende Sporen. (Nach WINOGRADSKY.) Aus FISCHER, Vorlesungen über Bakterien, 2. Aufl.

zunächst aus. Beide aber traten sofort ein, wenn WINOGRADSKY die zwei in der Zoogloea mit dem Clostridium vereinigten Bakterien beigab, oder wenn er den Sauerstoffzutritt ausschloß. Damit war die Bedeutung der drei Bakterien erkannt. Einzig und allein das Clostridium Pasteurianum vermag Stickstoff zu binden. Es ist eine streng anaerobe Form und kann deshalb in Reinkultur nur bei Sauerstoffabschluß gedeihen. In der Natur aber kann es auch in den durchlüfteten oberen Partien des Ackerbodens leben, wenn die beiden anderen mit ihm vergesellschafteten Bakterien es vor der Wirkung des Sauerstoffes schützen. Dabei haben diese beiden Bakterien keine spezifische Funktion zu erfüllen, sie können deshalb durch andere sauerstoffverzehrende Organismen, also z. B. durch Schimmelpilze, ersetzt werden. Doch wird nicht jeder beliebige Organismus in gleicher Weise geeignet sein, eine solche schützende Rolle zu spielen. Vor allem muß der schützende Organismus zuerst in dem Kulturmedium mit seiner Tätigkeit beginnen, er muß zunächst einmal den Sauerstoff verzehren, dann erst kann Clostridium mit der Stickstoffbindung einsetzen; für den Anfang also muß der schützende Organismus gebundenen Stickstoff in der Nährlösung vorfinden, späterhin sorgt dann das Clostridium in dieser Hinsicht für ihn. Dann leuchtet aber ein, daß Organismen, welche sehr geringe Anforderungen an gebundenen Stickstoff stellen, die günstigsten Begleiter für das Clostridium sind. Das trifft denn auch für die beiden Bakterien der Zoogloea zu, ihnen genügt die Spur von Stickstoff, die als Verunreinigung der benutzten Reagentien nicht vollkommen zu vermeiden ist, doch konnte WINOGRADSKY zeigen, daß eine anfängliche kleine Zugabe von Ammoniak oder Salpetersäure die Gärung und die Stickstoffbindung viel rascher in Zug kommen läßt.

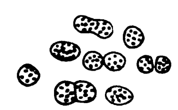
Unter Benutzung seiner bisherigen Erfahrungen hat dann WINOGRADSKY das Clostridium Pasteurianum ein zweites Mal viel schneller und sicherer in folgender Weise isoliert. Er brachte eine Spur Gartenerde in die stickstofffreie Nährlösung und ließ dieselbe von einem Strom von Stickstoff durchfließen. Ein Tropfen dieser Lösung wurde nach einiger Zeit in eine identische frische Nährlösung übertragen, und dieser Prozeß mehrfach wiederholt. Die letzte Kultur wurde, nachdem das Clostridium Sporen gebildet hatte, auf 80° erwärmt, um alle etwa noch vorhandenen Beimengungen zu töten. Das Resultat war dann in der Tat ein reines Sporenmaterial von Clostridium.

In welcher Weise nun aber die hier stattfindende Stickstoffassimilation sich vollzieht, das ist noch ganz unbekannt. Wir kennen weder die ersten noch die letzten Assimilationsprodukte, wir wissen nicht, ob Ammoniak gebildet und weiter verarbeitet wird, oder ob sofort eine komplizierte N-haltige Substanz entsteht. Die einzige diesbezügliche Angabe von WINOGRADSKY lautet, daß der Stickstoff der Hauptsache nach in unlöslicher organischer Form und nur in geringer Menge als lösliche, auch in der Nährlösung auftretende Verbindung zu finden sei. Die letztere, die vielleicht nur beim Tode der Clostridiumzellen frei wird, dient dann den anderen Organismen, insbesondere den zwei begleitenden Bakterien als Nahrung.

Clostridium Pasteurianum ist also ein Anaerobiont. Es vergärt Rohrzucker, Dextrose, Lävulose und einige andere Kohlehydrate; es kann aber Stärke, Zellulose, Milchzucker und höhere Alkohole nicht ausnutzen. Als Gärprodukte treten Buttersäure und Essigsäure einer-

seits (ca. 45 Proz. des Zuckers), Kohlensäure und Wasserstoff andererseits (55 Proz. des Zuckers) auf (WINOGRADSKY 1902). Die Gärung dient als Energiequelle, insbesondere auch zur Bindung des atmosphärischen Stickstoffes, und so kann man sich nicht wundern, daß es WINOGRADSKY gelang, ganz bestimmte zahlenmäßige Beziehungen zwischen Zuckerverbrauch und Stickstoffgewinn festzustellen; es wird nämlich 1 g Zucker vergoren auf 2,5—3 mg gebundenen Stickstoff.

Im Anschluß an WINOGRADSKY ist dann gezeigt worden, daß in vielen Ackerböden Bakterien von ähnlicher Gestalt und ähnlicher Lebensweise und Leistung wie das Clostridium Pasteurianum vorkommen (vgl. HASELHOFF und BREDEMANN 1906, PRINGSHEIM 1906) und auch im Meer nicht fehlen (KEUTNER 1904). — Außerdem wurde von BEIJERINCK 1901 ein durch seine Größe ausgezeichnetes und in seinem Habitus an eine farblose Kyanophycee erinnerndes Bakterium (Azotobacter chroococcum, Fig. 48) aus Erde isoliert, dessen Befähigung zur N-Bindung von GERLACH und VOGEL (1902) und A. KOCH (1902) festgestellt werden konnte. Zum Unterschied von Clostridium lebt Azotobakter aerob und ist in seinen Ansprüchen an organische Nahrung nicht so wählerisch wie Clostridium. Er kann auf Zucker existieren, doch wirken Mannit oder propionsaure Salze im allgemeinen günstiger; sie werden in normaler Atmung verbrannt. Die Stickstoffbindung dieses Bakteriums übertrifft die des Clostridium nicht unbeträchtlich. Während Clostridium auf 1 g Zucker 2—3 mg N-Gewinn ergab, erhielten verschiedene Forscher mit Azotobacter pro Gramm 7—9, eventuell nahezu 12 mg N (VOGEL 1906, S. 40). Die Verbreitung des Azotobacter ist eine recht große, im Acker und im Meere (KEUTNER 1904, BENECKE 1907) wird er fast nirgends vermißt.


Fig. 48. Azotobacter chroococcum nach BENECKE.

Ob außer bei den genannten auch noch bei anderen Bakterien eine Stickstoffbindung vorkommt, läßt sich nicht sicher sagen, an Angaben, in denen das behauptet wird, ist kein Mangel (vgl. VOGEL 1906, S. 46, LÖHNIS 1905, S. 594); wie weit sie aber zuverlässig sind, muß dahingestellt bleiben. Auch für einige Schimmelpilze ist von PURIEWITSCH (1895) und SAIDA (1901) Stickstoffbindung angegeben worden. Die Zunahme an gebundenem Stickstoff in den Kulturen war aber gering und konnte von anderen Autoren nicht bestätigt werden (KOCH in LAFAR, Mykologie III, 12; CZAPEK 1902). Ferner sollte ein endosporer Bacillus (B. ellenbachensis) Stickstoff binden können; genaue Untersuchungen haben gezeigt, daß das nicht der Fall ist. Das im Handel befindliche Präparat „Alinit“, eine Kultur dieses Bacillus, ist also wertlos. — Auch für Algen und Kyanophyceen ist schon die Behauptung aufgestellt worden, sie könnten N binden; Beweise fehlen völlig. Dagegen haben die Leguminosen die Fähigkeit der N-Bindung in hohem Maße. Wir kommen alsbald auf sie zurück.

Nicht selten hat man beobachtet, daß die Stickstoffbindung im Boden ungleich energischer verläuft als in den Reinkulturen der aus dem Boden isolierten N-bindenden Organismen. Die Ursache dieser Erscheinung ist nicht aufgeklärt. Es ist möglich, daß Organismen, die als Begleiter der Clostridien und des Azotobacters auftreten, eine wichtige Rolle spielen. Vor allem wird man da an Algen denken,

die in den obersten Bodenschichten Kohlensäure assimilieren und den gebildeten Zucker vielleicht den Bakterien zukommen lassen (Kossowitsch 1894), während umgekehrt ihnen von den Bakterien lösliche N-Verbindungen zukommen können. Aber auch die anorganische Nahrung ist für die N-bindenden Bakterien von Wichtigkeit, es ist bekannt, daß sie große Ansprüche an Kalk und Phosphorsäure machen. Endlich verdient noch hervorgehoben zu werden, daß auch eine N-Bindung durch anorganische Prozesse nicht ausgeschlossen erscheint (Warmbold 1906). Um einen Begriff von der Intensität der N-Bindung im Acker zu geben, führen wir Erfahrungen J. Kühns (1901) an. Dieser konnte auf einem bestimmten Felde bei 20 Jahre lang fortgesetzter Aussaat von Winterroggen ohne Stickstoffdüngung doch dauernd günstige, ja sogar steigende Ernten erzielen. Das beweist aber, daß jährlich mehr Stickstoff im Boden gebunden als durch die Ernte entfernt wurde; und da der Roggen selbst zu einer Stickstoffbindung nicht befähigt ist, da ferner der mit den Niederschlägen dem Boden zukommende gebundene N auch nicht annähernd den Verlust durch die Ernte deckt (vgl. S. 165), so muß notwendigerweise im Boden atmosphärischer Stickstoff gebunden werden.

Wenn in allen Ackerböden eine so lebhafte Stickstoffbindung vor sich ginge wie in den Kühnschen Versuchsfeldern, dann wäre weder Alinit noch überhaupt eine künstliche N-Düngung nötig. Die Erfahrung zeigt aber das Gegenteil: im allgemeinen ist Stickstoffdüngung unentbehrlich, und nur die Leguminosen machen hierin eine Ausnahme. Sie spielen im landwirtschaftlichen Betriebe eine besondere Rolle, nicht nur weil sie auf dem sterilsten Sandboden ohne Stickstoffdüngung fortkommen, sondern weil sie auch diesen Boden noch verbessern, zur Kultur von Nicht-Leguminosen geeignet machen. Diese Eigenschaften der Leguminosen waren zum Teil schon im Altertum (Plinius, Historia naturalis, 18. Buch, zitiert nach Mitteilung von A. Ursprung) bekannt, scharf erfaßt aber wurden sie erst von Schultz-Lupitz (1881), der auf dem sandigen Boden seines in der Mark gelegenen Gutes nach bloßer Mineraldüngung ohne Stickstoffzusatz 15 Ernten von Lupinen hintereinander erzog, ohne eine Abnahme in ihrem Wuchse zu bemerken. Auch beobachtete er, daß die Lupine, als Vorfrucht gebaut, die Ernte der Halmfrüchte verdoppelt bis verdreifacht. Bei diesen Resultaten blieb Schultz nicht stehen, er sorgte auch für eine analytische Stickstoffbestimmung des Bodens, die folgendes Resultat ergab:

1. Ein seit 15 Jahren weder gedüngter noch beackerter, als wilde Schafweide benutzter Acker hatte N in Proz.:

Ackerkrume bis zu 6″ Tiefe		0,027
Untergrund	6—24″ „	0,021

2. Derselbe Boden, seit 15 Jahren mit Lupinen bebaut und nur mit Mineraldünger versehen:

Ackerkrume bis zu 8″ Tiefe		0,087
Untergrund	8—24″	[illegible]025

Es ist also ein ganz beträchtlicher [illegible] n in den höheren Bodenschichten zu verzeichnen, und [illegible] auch später Frank (1888), als er die gleichen Ae[illegible] er Lupinenkultur prüfte.

Die Landwirte un[illegible] rik[illegible] lurch die

Darlegungen von SCHULTZ zur Ueberzeugung gekommen sein, daß tatsächlich den Leguminosen, speziell den Lupinen, die Fähigkeit zukommen muß, den atmosphärischen Stickstoff zu binden. Die Botaniker dagegen konnten sich auf einen Versuch BOUSSINGAULTS berufen, an dessen Exaktheit nicht zu zweifeln ist, und der beweist, daß Bohnen und Lupinen, die in stickstofffreiem Boden keimen, und denen außer dem atmosphärischen Stickstoff andere Stickstoffquellen nicht zur Verfügung stehen, nach längerer Dauer des Versuches weder eine Zu- noch eine Abnahme in ihrem Stickstoffgehalt erfahren. Exakt ist dieser Versuch, aber er beweist keineswegs die Unfähigkeit der Leguminosen, Stickstoff zu binden, generell, sondern nur unter den Bedingungen des angeführten Experimentes. Somit stehen die Versuche von BOUSSINGAULT eigentlich nicht im Gegensatz zu den klassischen Versuchen von HELLRIEGEL und WILFARTH, obwohl diese letzteren den definitiven Beweis für die Stickstoffbindung durch Leguminosen erbracht haben.

HELLRIEGEL und WILFARTH (1888) benutzten als Kultursubstrat einen sehr reinen Quarzsand, der ohne Mineralzusätze völlig steril war. Die zu untersuchenden Leguminosen verglichen sie auf das sorgfältigste mit Zerealien (Hafer und Gerste), für welche festgestellt werden konnte, daß sie nur bei Zugabe von Nitrat zu gedeihen vermögen und andere Stickstoffquellen als die in den Boden gebrachten, also vor allem den atmosphärischen Stickstoff, durchaus nicht zu benutzen wissen.

In dem Sandboden, wenn er durch Erhitzen von Mikroorganismen befreit (sterilisiert) war und fernerhin steril erhalten wurde, verhielten sich die Leguminosen (Serradella, Erbse, Lupine) ganz in der gleichen Weise wie die Zerealien, ein Gedeihen fand also nur bei Zugabe von Nitraten statt. Das stimmt mit dem Verhalten der Leguminosen in dem oben erwähnten Versuch BOUSSINGAULTS. — Eine prinzipielle Veränderung aber trat ein, wenn dem sterilen stickstofffreien Boden eine geringe Menge eines aus passendem Kulturboden bereiteten Aufgusses beigegeben wurde; dann ergab nämlich die Ernte einen meist recht beträchtlichen Stickstoffgewinn, der nur auf einer Verwendung des atmosphärischen Stickstoffes beruhen konnte. Ein zahlenmäßiges Beispiel mag das näher illustrieren (HELLRIEGEL 1888, S. 145):

	Ohne Bodenaufguß		Mit Bodenaufguß	
	Trockengewicht	Stickstoffgewinn	Trockengewicht	Stickstoffgewinn
	g	g	g	g
Serradella	0,092	—0,022	16,864	+0,326
Lupine	0,919	—0,049	44,718	+1,077
Erbse	0,779	—0,025	17,616	+0,449

Wurde aber anstatt mit Leguminosen mit Hafer experimentiert, so blieb jeder Erfolg des Bodenaufgusses völlig aus.

Der Einfluß des Bodenaufgusses kann nicht durch die in ihm enthaltenen Nährstoffe erklärt werden, vielmehr muß seine Wirksamkeit auf dem Gehalt an Mikroorganismen beruhen, denn eine Erwärmung auf 70° machte ihn unwirksam. Daß es sich aber nicht um beliebige im Erdboden lebende stickstoffbindende Mikroorganismen handeln kann, das zeigt schon der Mangel eines Erfolges bei den Zerealien. Es müssen Organismen sein, die ganz besondere Beziehungen zu den Leguminosen haben. Ferner m[illegible]

schiedenen Leguminosen differente Mikroorganismen sein, denn der Aufguß von einem Zuckerrübenboden, in welchem Erbsen und verschiedene Kleearten seit langer Zeit in die regelmäßige Fruchtfolge eingeschoben waren, Serradella und Lupine aber noch nie gebaut worden waren, beförderte nur das Wachstum der Erbse, nicht aber das der Serradella und Lupine. Hand in Hand mit der Förderung durch den Bodenaufguß ging die Bildung eigentümlicher Knöllchen an den Wurzeln der Leguminosen, die schon lange bekannt waren, über deren Entstehung und Natur aber noch keine Einigkeit erzielt war.

Mit klarem Blick erkannten HELLRIEGEL und WILFARTH, daß die im Bodenaufguß vorkommenden Mikroorganismen auch die Ursache der Knöllchen an den Wurzeln der Leguminosen sein müßten, und daß nur dann die Leguminosen zur Assimilation von atmosphärischem Stickstoff befähigt sind, wenn sie den betreffenden Mikroorganismus in den Wurzelanschwellungen beherbergen. „Um den Leguminosen den freien Stickstoff für Ernährungszwecke dienstbar zu machen“ — sagen H. u. W. —, „genügt nicht die bloße Gegenwart beliebiger niederer Organismen im Boden, sondern es ist nötig, daß gewisse Arten der letzteren mit den ersteren in ein symbiotisches Verhältnis treten.“

Symbiose aber nennt man mit DE BARY (1879) ein genossenschaftliches Leben zweier Organismen der Art, daß beide aus dem Zusammenleben Nutzen haben, oder jedenfalls nicht einer von beiden einseitig Nutzen daraus zieht. Im letzteren Fall würde man von Parasitismus zu sprechen haben. Worin nun aber die gegenseitige Förderung der Leguminosen und der sie bewohnenden Bakterien beteht, das haben HELLRIEGEL und WILFARTH nicht im Einzelnen ausgeführt, und es ist auch heute noch nicht ganz klar, nachdem wir durch eine Reihe wichtiger Arbeiten von BEIJERINCK, PRAZMOWSKI, NOBBE und HILTNER (vgl. LAFAR, Mykologie III, 24) u. a. etwas näher über Bildung und Bedeutung der Knöllchen aufgeklärt sind.

Nachdem BEIJERINCK (1888) die Bakterien (B. radicicola) isoliert und außerhalb der Pflanze rein kultiviert hatte, gelang es PRAZMOWSKI (1890, 1891) die Infektion der Leguminosenwurzel zu beobachten. Er stellte fest, daß die Bakterien in die Wurzelhaare eindringen und in geschlossener schlauchförmiger Masse zunächst das Haar und dann die benachbarten Rindenzellen durchwachsen (Fig. 49). Sind diese Infektionsschläuche in einer gewissen Tiefe der Wurzel angelangt, so treten Bakterien aus ihnen aus und erfüllen die Zellen der Wurzel. Aehnlich wie wir das bei Gallwespen sehen werden, üben dann die Bakterien einen Reiz auf die befallenen Parenchymzellen aus, und veranlassen sie zu lebhaftem Wachstum und zu Teilungen. So entsteht eine lokale Hypertrophie, das Knöllchen, — eine Bakteriengalle. (Fig. 50 a, b) In den genannten Zentralzellen dieser Galle, (50, c) schwellen dann die ursprünglich stabförmigen Bakterien (d) zu verzweigten und sehr eiweißreichen Gebilden (e, f) an, die schon lange als Bakteroiden bezeichnet worden sind. Aller Wahrscheinlichkeit nach sind das Degenerationsformen, wie sie auch anderwärts bei Bakterien beobachtet und als Involutionsformen bezeichnet worden sind. Mehreren Autoren ist es auch geglückt, diese Bakteroiden in Nährlösung außerhalb der Pflanze aus Bakterien entstehen zu sehen (BEIJERINCK 1888)

HILTNER 1900, STUTZER 1901). Nach HILTNER (LAFAR, Mykologie III, 51) gelingt das leicht, wenn ein Ueberschuß an Kohlehydraten oder organischen Säuren in der Nährlösung geboten wird.

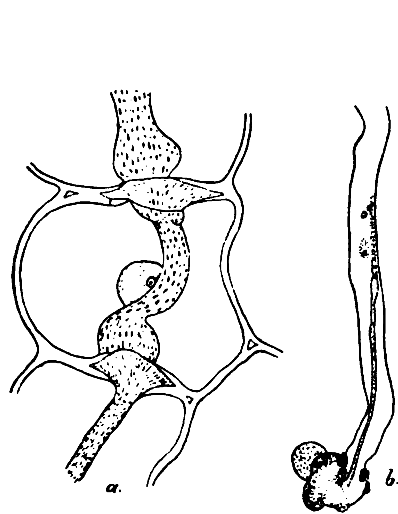


Fig. 49. Einwanderung der Bakterien in die Leguminosenwurzel. *a* Wurzelrindenzellen der Erbse mit der schlauchförmigen Bakterienmasse. Vergr. 650. *b* Wurzelhaar der Erbse, an dem links unten eine Bakterienansammlung außen ansitzt. In der Spitze des Haares Protoplasma mit Bakterien untermischt. Von hier geht dann der Infektionsfaden aus, d. h. eine schlauchförmige Bakterienmasse. Vergr. 175. Aus FISCHER, Vorles. üb. Bakterien. 2. Aufl.

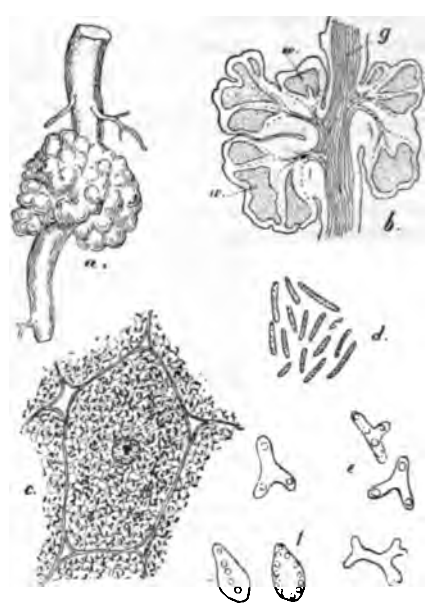


Fig. 50. Wurzelknöllchen der Leguminosen. *a* Lupinen-Wurzelknöllchen, nat. Gr. *b* Längsschnitt durch dasselbe, mehrf. vergr.: *g* Gefäßbündel, *w* Bakteriengewebe. *c* Bakterienzelle der Lupine. Die Bakterien sind schwarz gehalten, 600-fach vergr. *d* Die Bakterien der Lupine. *e* Bakteroiden von Vicia villosa. *f* Bakteroiden von Lupinus albus. *d*—*f* 2500fach vergr. Aus FISCHER, Vorl. üb. Bakterien, 2. Aufl.

Begreiflicherweise haben viele Autoren den Versuch gemacht, eine Stickstoffbindung in den Reinkulturen des Bacterium radicicola nachzuweisen. Man gab dem Bakterium gewöhnlich Ammoniak als Stickstoffquelle oder man bot ihm überhaupt keinen gebundenen Stickstoff, in der Erwartung, so eine Bindung von Stickstoff um so deutlicher wahrnehmen zu können. Alle diese Versuche schlugen indes gänzlich fehl. Erst als BEIJERINCK Asparagin als N-Quelle verwendete, glaubte er einen Stickstoffgewinn zu bemerken. MAZÉ (1897) gab endlich Eiweiß, in der Ueberlegung, daß zweifellos solches in der Pflanze den Bakterien zur Verfügung stehe. Seine Kulturen ergaben dann einen ganz frappanten Stickstoffgewinn:

	Versuch I	Versuch II	Versuch III
Stickstoff in der Nährlösung:	62,1 mg	70,7 mg	22,4 mg
Stickstoff am Ende des Versuchs:	102,9 „	118,2 „	45,8 „
Mithin N-Gewinn:	40,8 mg	47,5 mg	23,4

Neuerdings werden aber seine Resultate von HILTNER angezweifelt (LAFAR, Mykologie III, 50), und so muß man

daß wir über das Wesen der Symbiose zwischen Bacterium radicicola und Leguminosen noch gänzlich unaufgeklärt sind. So wenig kompliziert, wie man sich diese früher vorstellte, dürfte sie nicht sein. Es liefert nicht einfach die Leguminose die Kohlehydrate, das Bakterium den Stickstoff, wodurch dann ein friedliches Gedeihen beider ermöglicht wird. Vielmehr sprechen die von Hiltner vorgebrachten Tatsachen (Lafar, Mykologie III, 45) entschieden dafür, daß das Bakterium unter Umständen oder wenigstens anfangs immer als Parasit auftritt. Wie es der Pflanze gelingt, den Parasiten zum friedlichen Haustier umzugestalten, das wissen wir nicht. Insbesondere ist die Rolle der Bakteroiden noch ganz unklar.

Man wird vielleicht in unseren bisherigen Auseinandersetzungen über die Stickstoffassimilation der Leguminosen noch Lücken finden. In der Tat haben die Untersuchungen von Hellriegel und Wilfarth nur einen indirekten Beweis dafür erbracht, daß der Luftstickstoff gebunden wird; sie wiesen einen Stickstoffgewinn nach und zeigten, daß eine andere Quelle für denselben als der Luftstickstoff nicht auffindbar sei. Bei dieser Lage der Dinge ist es aber doch von Interesse, hervorzuheben, daß es auch an direkten Beweisen nicht fehlt; so haben z. B. Schlössing und Laurent (1890) bestimmt, wieviel Milligramm Stickstoff eine Erbse während einer mehrmonatlichen Vegetation der Luft entnimmt, und sie kontrollierten ihr diesbezügliches Ergebnis durch die Bestimmung der Stickstoffzunahme im Boden und in der Ernte. Die folgende Zusammenstellung zeigt, daß die Uebereinstimmung beider Resultate eine recht befriedigende war:

Atmosph. Stickstoff ins Kulturgefäß eingeleitet:	2681,2 ccm
„ „ aus dem Kulturgefäß herausgeleitet:	2653,1 „
Folglich „ assimiliert durch die Pflanze:	29,1 ccm
	= **36,5** mg
Stickstoff in Boden und Saat:	32,6 mg
„ „ „ „ Ernte:	73,2 „
Folglich Stickstoff assimiliert durch die Pflanze:	**40,6** mg

Weiter ist dann noch der von Nobbe und Hiltner (1899, b) erbrachte Nachweis von Interesse, daß der Luftstickstoff in den Knöllchen fixiert wird und nicht etwa in den Blättern der knöllchentragenden Pflanze. Es war nämlich auch schon behauptet worden, daß die Leguminose durch die Gegenwart des Bac. radicicola derart verändert werde, daß sie nun freien N binden könne. Nobbe und Hiltner infizierten Robinien, die in stickstofffreier Nährlösung wuchsen, mit B. radicicola und beobachteten auch die Bildung normaler Knöllchen unter Wasser; dieselben waren aber, solange sie vom Wasser bedeckt blieben, für die Pflanze völlig wertlos und begannen erst, wenn sie an die Luft gebracht wurden, Stickstoff zu assimilieren. Diese Tatsachen sprechen dafür, daß Stickstoff in die Knöllchen selbst gelangen muß, wenn er gebunden werden soll.

Wenn wir das Zusammenleben der Leguminosen mit den Knöllchenbakterien oben als Symbiose bezeichneten, so werden wir, rückwärts blickend, auch die zwischen Clostridium Pasteurianum und den zwei anderen Bakterien bestehenden Beziehungen ebenfalls eine Symbiose
[illegible] wir wollen die Gelegenheit benutzen, gleich noch einige
[illegible]n derartigem genossenschaftlichen Leben den er-
[illegible]ßen. Wenn wir dabei mit Elaeagnus und Erle
[illegible]t das deshalb, weil diese beiden Bäume an ihren

Wurzeln Knöllchen produzieren, die auffallend an die der Leguminosen erinnern. NOBBE und HILTNER (1904) konnten denn auch zeigen, daß sie ohne Knöllchen nur bei Zugabe von Stickstoffverbindungen zu wachsen vermögen, während sie nach Ausbildung von Knöllchen mit dem Luftstickstoff auskommen. Genauere Untersuchungen über die Entwicklung der knöllchenbildenden Organismen stehen noch aus; über ihren Bau hat SHIBATA (1902) interessante Mitteilungen gemacht.

Wenn demnach die Nutznießung des freien Stickstoffes bei höheren Pflanzen doch nicht nur auf die Leguminosen beschränkt ist, so könnte man glauben, die von FRANK (1890) ausgesprochene Ansicht bestehe zu Recht, und es käme diese Fähigkeit wohl allen Pflanzen in höherem oder geringerem Grade zu. Demgegenüber verdient hervorgehoben zu werden, daß exakte Versuche bei der großen Mehrzahl der Phanerogamen, so z. B. bei Gramineen und Cruciferen (AEBY 1906, PFEIFFER und FRANKE 1897) zu durchaus negativen Resultaten geführt haben. In anderen Fällen aber, und zwar wieder in solchen, wo es sich um eine symbiotische Vereinigung von Pilzen und Phanerogamen handelt, ist Stickstoffbindung tatsächlich nachgewiesen oder wenigstens wahrscheinlich. Da ist vor allem eine Conifere zu nennen, Podocarpus, die durch Knöllchen an ihrem Wurzelsystem ausgezeichnet ist. Diese Knöllchen sind modifizierte Seitenwurzeln, deren Gewebe von den Zellen eines Pilzes dicht erfüllt sind. Es gelang bisher nicht, Podocarpus ohne diesen Pilz zu kultivieren, aber NOBBE und HILTNER berichten (1899, a), daß sie Podocarpus 5 Jahre lang in völlig N-freiem Quarzsand wachsen ließen, wobei die Pflanze auf das Beste gedieh. Es unterliegt daher keinem Zweifel, daß sie den atmosphärischen Stickstoff binden kann, und es ist sehr wahrscheinlich, daß der Pilz dabei eine Hauptrolle spielt.

Von Podocarpus zu der sog. Mykorrhiza ist nur ein Schritt. Man versteht unter Mykorrhiza eine symbiotische Vereinigung zwischen Pilzen und Phanerogamenwurzeln von überraschend großer Verbreitung. Sie findet sich in zwei Formen, als endotrophe und als ektotrophe Mykorrhiza. Die erstere ist schon lange bekannt, sie wird z. B. schon von SCHLEIDEN für Neottia Nidus angegeben und namentlich durch FRANK (1887) und SCHLICHT (1889) ist ihre weite Verbreitung besonders bei den Orchideen, Ericaceen, Epacrideen nachgewiesen worden. Die systematisch noch wenig erforschten Pilze dringen bei diesen Pflanzen in die Zellen der Wurzel ein und vermehren sich daselbst, ohne daß die Wurzelzellen absterben. Details findet man bei GALLAUD (1906). Eingehend untersucht ist Neottia durch W. MAGNUS (1900). Hier tritt der Pilz von außen ein und verzweigt sich dann in einiger Entfernung von der Epidermis, so daß eine Reihe von konzentrisch gelagerten Zellschichten in Wurzel und Rhizom stark mit Pilzmasse erfüllt werden. Diese vom Pilz bewohnten Zellen verhalten sich aber nicht alle gleich. In bestimmten Zellen wächst der Pilz lebhaft heran und bildet schließlich, das Protoplasma des Wirtes schädigend, Organe aus, die zur Ueberwinterung und Infektion einer neuen Pflanze im nächsten Jahr geeignet erscheinen. Dagegen wird der Pilz in anderen Zellen zum Teil verdaut, und sein reicher Eiweißgehalt kommt der Wirtpflanze zugut, während seine unverdaulichen Teile zu einem zentral in der Zel liegenden Klumpen zusammengeballt und mit Zelluloseschichten deckt werden. Ganz ähnliche Verhältnisse treffen wir bei Psil

triquetrum (SHIBATA 1902); nur treten da die „Pilzwirtzellen“ und die „Verdauungszellen“ regellos nebeneinander auf. In den Wirtzellen bleiben die Pilzhyphen auf den Rand der Zelle beschränkt und der Kern wird nicht verändert; in den Verdauungszellen dagegen findet man (Fig. 51) einen dichten Knäuel von Pilzhyphen, der, von einem Punkt aus beginnend, zu einem Klumpen desorganisiert wird (*Kl*; Fig. 51, *I* u. *II*), während gleichzeitig der Zellkern mächtig an Größe zunimmt und auch im Innern eigenartige Veränderungen erfährt (vgl. Fig. 51 *III* u. *IV*). Endlich wird der unverdauliche Rest der Pilzmasse im Zentrum der Zelle deponiert (*V*) und mit einer Membran umgeben. Nach SHIBATA ist aber zwischen Psilotum und Podocarpus nur ein ganz geringer Unterschied. Die Zellen der Podocarpusknöllchen sind dicht mit Pilzhyphen erfüllt und verdauen diese; auf diese Weise gelangt dann die Conifere in den Besitz des vom Pilz assimilierten Stickstoffs. Auch für Bacterium radicicola bezw. die Bakteroiden war von FRANK eine Verdauung durch die Leguminose angegeben worden. Allein HILTNER (vgl. LAFAR III) bestreitet die Verdauung sowohl bei Podocarpus wie bei den Bakteroiden. Wenigstens solange eine Stickstoffbindung durch den Pilz eintritt, soll er nicht verdaut werden; erst wenn durch Zugabe gebundenen Stickstoffes die höhere Pflanze gekräftigt wird, soll sie sich des Pilzes durch Verdauung zu entledigen suchen. Wie auch die zu erwartende definitive Antwort in dieser Sache ausfallen mag, jedenfalls wird es durch das Verhalten von Podocarpus wahrscheinlich, daß auch andere endotrophe Mykorrhizen der Stickstoffbindung dienen.

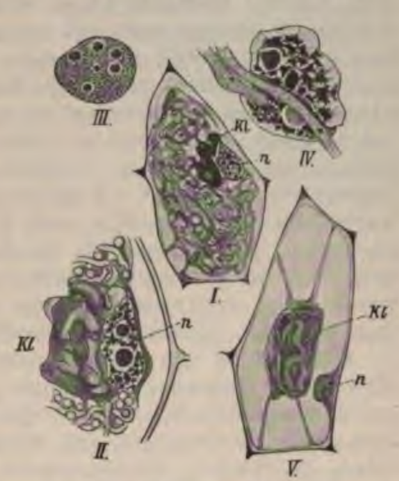


Fig. 51. Psilotum triquetrum. *I.* Wurzelzelle mit Pilzmasse erfüllt; *n* der Kern; bei *Kl* beginnt die Verdauung des Pilzes. Vergr. 210. *II.* Kern *n* und verdaute Pilzmasse *Kl* einer ähnlichen Zelle, 400fach vergr. *III* Ruhender normaler Zellkern aus dem Rhizom von Psilotum. Vergr. 625. *IV.* Kern aus einer Zelle mit Pilzinfektion. Vergr. 625. *V.* Zelle, die den Pilz ganz verdaut hat, *Kl* die verdaute, von Membran eingehüllte Pilzmasse. Vergr. 240. Nach SHIBATA (1902).

An Versuchen, diese Vermutung zu beweisen, fehlt es nicht. So hat CHARLOTTE TERNETZ (1904) die Fähigkeit der N-Bindung für einen aus Haideboden isolierten Pilz angegeben, der wahrscheinlich identisch mit dem Pilz der Ericaceenmykorrhiza ist. Allein diese Identität ist eben doch noch nicht nachgewiesen und die Stickstoffbindung ist auch nicht sehr bedeutend. Die Beobachtungen MÜLLERS (1903), nach denen in gewissen stickstoffarmen Sandböden die Fichte nur dann gedeihen konnte, wenn sie gemeinschaftlich mit der Bergkiefer kultiviert wird, schien für eine N-Bindung durch die endotrophe Mykorrhiza der Bergkiefer zu sprechen, doch konnte bei den Untersuchungen MÖLLERS (1906) eine solche nicht nachgewiesen werden. Aus einer kurzen Bemerkung BEIJERINCKS (1907) ist zu entnehmen,

das der aus Orchideen isolierte Pilz auch keinen Stickstoff binden kann.

Unter diesen Umständen muß besonders hervorgehoben werden, daß an der Nützlichkeit der endotrophen Mykorrhiza bei vielen Pflanzen kein Zweifel bestehen kann, wenn diese vielleicht auch mit anderen Vorgängen zusammenhängt als mit der N-Bindung. So hat N. BERNARD (1904, 1905) nachweisen können, daß für die Orchideen die endotrophen Pilze ganz unentbehrlich sind. Viele Samen beginnen, ohne mit dem Pilz infiziert zu sein, überhaupt nicht mit der Keimung; bei anderen Arten muß in früheren oder späteren Stadien der Keimpflanze eine Infektion eintreten, widrigenfalls ein Stillstand in der Entwickelung erfolgt. Uebrigens wäre ja nicht daran zu denken, das Verhältnis zwischen Pilz und Blütenpflanze allgemein in der Weise zu deuten, daß letztere für die Kohlehydrate zu sorgen hätte, während dem Pilz der N-Gewinn obliege. Daran hindern uns schon Pflanzen wie Neottia, die zweifellos keine nennenswerte C-Assimilation besitzen. Wie sich ihre Ernährung gestaltet, das wissen wir nicht.

Es scheint uns wichtig, von der endotrophen die e k t o t r o p h e Mykorrhiza scharf zu trennen. Sie wurde zum erstenmal von KAMIENSKI (1881) bei Monotropa entdeckt. Bald darauf wies FRANK ihre große Verbreitung bei unseren waldbildenden Bäumen (Cupuliferen, Betulaceen, Coniferen) nach. Hier dringt der Pilz — es handelt sich nachweislich um große Agaricineen und Tuberaceen — überhaupt nicht in die Zellen der Wurzel ein, sondern es bildet seine dichtverflochtene Masse eine Hülle um die Wurzel, die selbst deren Vegetationspunkt nicht freiläßt. Allenfalls dringen auch einzelne Pilzzellen zwischen die äußersten Zellen der Wurzel, doch beschränken sich auch diese durchaus auf die Interzellularräume. Mit einer solchen Infektion sind nun aber Differenzen in der äußeren Gestalt und in der anatomischen Struktur verbunden, die die „Mykorrhiza“ leicht kenntlich machen, und die von physiologischer Bedeutung sein müssen. Eine solche Bedeutung wird man besonders dem Umstand zuschreiben, daß an der Pilzwurzel die Ausbildung von Wurzelhaaren unterbleibt (vgl. Fig. 52), und dementsprechend die ganze Aufnahme von Nährstoffen und Wasser nur durch Vermittlung des Pilzes möglich wird. Hierin liegt der Hauptunterschied gegenüber der endotrophen Mykorrhiza, bei der die überwiegende Masse des Pilzes im Innern der Zelle liegt und nur durch spärliche Verbindungen mit außerhalb der Pflanze lebenden Teilen in Zusammenhang steht. Während nun bei vielen Pflanzen mit endotrophen Mykorrhizen der Pilz zweifellos unentbehr-

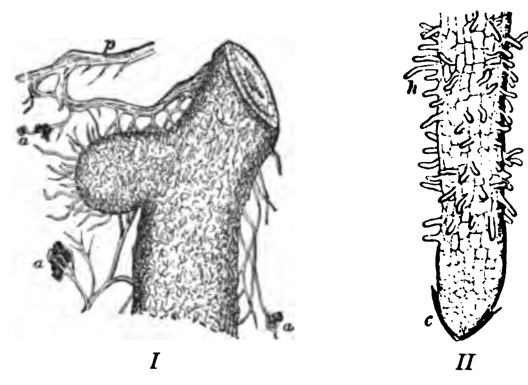


Fig. 52. *I* Buchenwurzel aus Waldhumus (vergr.). *p* Pilzstränge, die bei *a* mit dem Humus verwachsen sind. *II* Buchenwurzel aus sterilem Humus (vergr.). *c* Wurzelhaube, *h* Wurzelhaare. Aus DETMERS kl. Praktikum.

lich ist, gilt dies für unsere Waldbäume jedenfalls nicht. Diese finden sich sowohl in der Natur gelegentlich unverpilzt vor, als auch können sie in Kultur ohne Pilz gut gedeihen. NOBBE (1899) hat Kiefern, Fichten, Lärchen, Buchen in reinem, humusfreien Quarzsand ganz ohne Pilz durch einen Zeitraum von 25 Jahren in üppigster Entwicklung erhalten. Es ist nicht ausgeschlossen, daß die Pilze hier weiter nichts sind als Parasiten. Aus dem Umstand, daß die Pflanzen nicht unter ihnen leiden, kann man jedenfalls nicht schließen, daß sie keine Parasiten sind. Andrerseits liegt doch auch die Möglichkeit vor, daß die Pilze der Blütenpflanze bei der Nährstoffaufnahme behilflich sind. Dabei kämen insbesondere folgende Möglichkeiten in Betracht: 1) der Pilz könnte N binden, 2) der Pilz könnte aus dem Humus Ammoniaksalze aufnehmen und könnte diese weiter verarbeiten; die Blütenpflanzen könnten ja eventuell zu den Peptonorganismen gehören. Da indes ihr Verhalten in Wasserkultur nicht für diese Möglichkeit spricht, so müssen wir 3) daran denken, daß der Pilz gar nicht für den Stickstoffbedarf der Blütenpflanzen sorgt, sondern daß er ihr bei der Aufnahme von Aschensubstanzen behilflich ist (STAHL 1900). Die Pilze haben ein sehr lebhaftes Bedürfnis nach solchen, und da sie dieses meist rasch zu befriedigen verstehen, so sind sie für die langsamer arbeitenden Phanerogamen auf nährsalzarmen Böden starke Konkurrenten. Insbesondere im Humus vermögen höhere Pflanzen ungleich besser zu gedeihen, wenn dieser seines natürlichen Gehaltes an Pilzen beraubt ist. Solange derselbe dagegen noch vorhanden ist, wachsen die Phanerogamen unter den deutlichsten Zeichen von „Hunger nach Aschensubstanzen“. Die Mykorrhiza kommt nun gerade bei solchen Pflanzen vor, die im Humus leben, oder bei solchen, die aus anderen Gründen (schwache Transpiration) keinen lebhaften Einstrom von Aschensubstanz aufzuweisen haben. STAHL nimmt deshalb an, daß diese Pflanzen sich gewisse Pilze tributär gemacht haben, um so aus rücksichtslosen Konkurrenten nützliche Helfer zu erhalten. Selbstverständlich besteht auch bei dieser Auffassung die Gegenleistung der höheren Pflanze etwa in Kohlehydraten, während der Pilz die bereits verarbeiteten (assimilierten) Aschensubstanzen an sie abgeben soll. Auch dieser Auffassung, die STAHL übrigens auf die endotrophe Mykorrhiza ausdehnt, stehen gewisse Schwierigkeiten entgegen. Wenn wirklich der Pilz in der Erwerbung von Aschensubstanz aus dem Boden dem Baum voraus ist, warum hält er diese dann nicht fest, warum gibt er sie nach der Assimilierung willig ab? Bei der endotrophen Mykorrhiza ist diese Abgabe durch die Verdauung des Pilzes erklärt; bei der ektotrophen aber ist kein Grund für sie einzusehen. Auch haben die Studien MÖLLERS 1902, 1903) bei der Kiefer überraschenderweise gezeigt, daß die Mykorrhiza im humosen Boden fehlt, während sie auf sandigem Boden auftritt. Der Baum gedeiht aber im Humus ohne Mykorrhiza weit besser als im Sand mit dem Pilz.

Hier harrt noch manche Frage ihrer Lösung, und es fällt auf, wie wenig Boden sich auf diesem Gebiet das Experiment zu verschaffen gewußt hat. Und doch wären planvolle Versuche durchaus nicht aussichtslos, da ja pilzfreie Wurzeln unschwer zu erhalten sind und der Erfolg einer Infektion sich doch irgendwie bemerklich machen müßte. Wir vermuten, daß solche Untersuchungen zu dem Resultat führen würden, daß unter den mykotrophen Pflanzen neben wirk-

licher Symbiose auch auf der einen Seite harmlose bezw. bedeutungslose Vergesellschaftungen, auf der anderen Seite aber Fälle von ausgesprochenem Parasitismus existieren; und zwar mag es vorkommen, daß der Pilz der Parasit ist, ebenso aber auch umgekehrt, daß die Samenpflanze parasitiert; in mancher endotrophen Mykorrhiza bei grünen Pflanzen dürfte der Pilz, in der ektotrophen bei farblosen Pflanzen (Monotropa) dürfte die Samenpflanze parasitieren.

Wenn man von Symbiose spricht, kann man unmöglich von den Flechten schweigen, denn gerade für diese so höchst erstaunliche Vergesellschaftung von Algen und Pilzen wurde von DE BARY (1879) der Ausdruck Symbiose zum erstenmal gebraucht[1]). Trotzdem ist auch heute noch eine völlige Einsicht in das Wesen dieser Symbiose nicht erzielt. BEIJERINCK (1890) und ARTARI (1899) haben gezeigt, daß gewisse Flechtenalgen „Pepton"pflanzen sind, und so kann man vermuten, daß der Pilz ihnen im Konsortium Pepton liefert, während es natürlich Aufgabe der Alge ist, CO_2 zu assimilieren und dem Pilz Kohlehydrate zuzuführen. Es ist indes auch möglich, daß hier ein Fall von echtem Parasitismus vorliegt. Nicht jeder Parasit verfährt ja so unzweckmäßig, seinen Wirt in toto oder in parte abzutöten, die raffinierten Parasiten wissen vielmehr ihre Angriffe in den Grenzen zu halten, die das Leben des Wirtes nicht in Frage stellen, und die dementsprechend eine längere Ausnutzung, also auf die Dauer größere Vorteile gewähren. Es sei z. B. an manche Uredineen, Ustilagineen und Peronosporeen erinnert. Nun hat man aber nicht nur keine Schädigung an den Algenzellen, sondern man hat sogar eine Förderung durch den Pilz beobachtet: die Algen können in der Flechte größere Dimensionen annehmen, als in freiem Zustand. Auch diese Tatsache spricht nicht gegen „Parasitismus". Denn wir sehen auch anderwärts eine solche auf Vergrößerung der Wirtzellen hinauslaufende Wirkung von parasitischen Pilzen, und wir können sie uns einigermaßen erklären, wenn wir daran denken, daß auch notorische „Gifte", in mäßigen Dosen verabreicht, solche Entwicklungsreize auszuüben vermögen.

Es kann nicht unsere Aufgabe sein, auf die zahlreichen Fälle hier einzugehen, bei denen man mit größerem oder geringerem Recht von Symbiose spricht. Wohl aber wollen wir zum Schluß darauf hinweisen, daß man dem Ausdruck Symbiose auch einen erweiterten Sinn geben kann. Symbiose im engsten Sinne liegt vor, wenn die beiden Symbionten zusammen geradezu einen einzigen Organismus bilden, der formale oder funktionelle Eigenschaften erhält, die den Konstituenten nicht oder nicht in so hohem Grade eigen waren (Flechten, Leguminosen); eine schon geringere Anpassung tritt uns dann entgegen, wenn die beiden Symbionten nur soweit miteinander vereinigt sind, wie z. B. Clostridium Pasteurianum mit den zwei aeroben Bakterien, so daß sie eine formlose Zoogloea bilden; von einer Symbiose kann man aber auch dann noch reden, wenn in der gleichen Ackererde nebeneinander grüne Algen und Clostridium Pasteurianum tätig sind und sich gegenseitig mit ihren Stoffwechselprodukten unterstützen. Gehen wir nun einen Schritt weiter, so sehen wir Orga-

1) Die Auffassung der Flechten als Kombination von Algen und Pilzen ist namentlich von SCHWENDENER (1869) begründet worden. Zu vergleichen ist noch über diese Frage DE BARY (1865) und REINKE (1894).

Vorgang	Organismen	Ausgangsstoff	+	Produkte
Assimilation	Schwefelbakterien	KOHLENSÄURE	+ ?	EIWEISS
Atmung	Schwefelbakterien	SCHWEFELWASSERSTOFF	+ SAUERSTOFF	SCHWEFELS.
Assimilation	Nitrobakterien	KOHLENSÄURE	+ ?	EIWEISS
Atmung	Nitrobakterien	AMMONIAK	+ SAUERSTOFF	SALPETERS.
Fäulnis		EIWEISS		AMMONIAK
Harnstoffgärung der Urobakterien		HARNSTOFF		AMMONIAK
Eiweißzerspaltung der Tiere		EIWEISS		HARNSTOFF
Ernährung der Tiere u. der heterotrophen Peptonpflanzen		KOHLEHYDRAT	+ PEPTON	EIWEISS
N-Assimilation der heterotrophen Ammoniakpflanzen		KOHLEHYDRAT	+ AMMONIAK	EIWEISS
N-Assimilation der autotrophen Salpeterpflanzen		KOHLEHYDRAT	+ SALPETERSÄURE	EIWEISS
C-Assimilation d. autotrophen grünen Pflanze		**KOHLENSÄURE**		**KOHLEHYDRAT + SAUERSTOFF**
Atmung der Pflanzen und Tiere		KOHLEHYDRAT	+ SAUERSTOFF	KOHLENSÄURE
Atmung der Sukkulenten und Schimmelpilze		KOHLEHYDRAT	+ SAUERSTOFF	ORGAN. SÄURE
Atmung der Sukkulenten und Schimmelpilze		ORGAN. SÄURE	+ SAUERSTOFF	KOHLENSÄURE
Alkoholgärung der Hefe		KOHLEHYDRAT		KOHLENSÄURE + ALKOHOL
Essigsäuregärung der Essigbakterien		ALKOHOL	+ SAUERSTOFF	ESSIGSÄURE
Atmung des Mycoderma		ESSIGSÄURE	+ SAUERSTOFF	KOHLENSÄURE
Buttersäuregärung der Bakterien		KOHLEHYDRAT		BUTTERSÄURE
Atmung oder Gärung von Pilzen und Bakterien		BUTTERSÄURE	mit od. ohne O	KOHLENSÄURE
Denitrifikation		KOHLEHYDRAT	+ SALPETERSÄURE	STICKSTOFF (oder STICKSTOFF)
Gärung	Clostrid. Pasteurianum	KOHLEHYDRAT		BUTTERSÄURE
N-Assimilation	Clostrid. Pasteurianum	KOHLEHYDRAT	+ STICKSTOFF	EIWEISS
N-Assimilation.	Bac. radicicola	KOHLEHYDRAT	+ STICKSTOFF	EIWEISS



nismen, die nacheinander am gleichen Ort vorkommen, und von denen einer dem anderen den Boden vorbereitet, und diese Erscheinung können wir als Metabiose (WARD 1899) bezeichnen. Die nahen Beziehungen zwischen Symbiose und Metabiose leuchten ein. Von der weiten Verbreitung der Metabiose aber haben wir uns schon früher überzeugt, und wir können unsere Besprechungen über den Stoffwechsel der Pflanzen nicht besser beschließen, als wenn wir die Metabiose verschiedener früher besprochener Organismen in tabellarischer Form noch einmal Revue passieren lassen. Wir beschränken uns dabei im wesentlichen auf die beiden Elemente, die auch in unseren obigen Erörterungen stets die Hauptrolle gespielt haben, wir betrachten also den Kreislauf des Kohlenstoffes und Stickstoffes in der Welt der Organismen. Daß kein Stoff auf unserem Planeten verloren gehen kann, das sagt uns die Chemie; daß aber ein wirklicher Kreislauf der Stoffe auf der Erde stattfindet, das liegt nicht zum wenigsten an der Erscheinung der Metabiose. Obwohl einige Pilze imstande sind, durch Ausscheidung unbekannter Stoffe das Substrat für sie selbst geeigneter zu machen (NIKITINSKI 1904), so würde doch jeder Organismus für sich allein sehr bald die Außenwelt derartig einseitig verändert haben, daß er nicht mehr lebensfähig wäre. Nur die Existenz zahlreicher verschieden funktionierender Organismen erlaubt die stete Wiederkehr neuen Lebens auf der Erde. Die folgende Tabelle soll den Kreislauf des Kohlenstoffs und Stickstoffs in den Organismen darstellen. Sie macht keinen Anspruch auf Vollständigkeit; selbst in dem, was sie bringt, ist sie nicht vollständig, denn es könnte noch manches Stoffwechselprodukt angeführt, mancher Pfeil gezogen werden, die der Uebersichtlichkeit zuliebe weggelassen wurden. In den einzelnen Stoffwechselprozessen sind nur die Stoffwechselprodukte angeführt worden, die uns für den Moment interessieren. Chemische Gleichungen sind vermieden worden; die Ausgangs- und Endprodukte eines Vorgangs sind durch Pfeile getrennt, die zugleich die Richtung des Reaktionsverlaufes angeben. Ist ein Aufwand von Energie bei der Reaktion nötig, so ist der Pfeil ↗ aufwärts gerichtet; ein Gewinn von Energie wird durch den Pfeil ↘ angedeutet; der Pfeil → endlich sagt aus, daß eine Spaltung ohne wesentliche Aenderung der Energie vorliegt.

In der Mitte der Tabelle steht durch fetten Druck ausgezeichnet die CO_2-Assimilation der grünen Pflanze, ein Prozeß, zu dem das Sonnenlicht die nötige Energie liefert. Von den beiden Produkten, die dabei entstehen, ist der Sauerstoff wichtig, weil er zahlreiche Oxydationen auszuführen vermag, die im oberen und unteren Teil der Tabelle aufgezeichnet sind. Das andere Produkt (Kohlehydrat) wird sowohl in der grünen Pflanze als auch in zahllosen anderen Organismen, in die es übergeht, durch Oxydation oder Spaltung direkt oder indirekt zu Kohlensäure und Wasser abgebaut. Der Sinn dieser Destruktion ist der Gewinn der chemischen Energie, die im Kohlehydrat als aufgestapelte Sonnenenergie enthalten ist; das eine Endprodukt derselben (CO_2) ist wieder Nährstoff der grünen Pflanze. Da die Mehrzahl der Organismen Kohlehydrate nicht selbst zu bilden versteht, so zeigt sich darin die zentrale Stelle der autotrophen Pflanze für das Leben auf der Erde.

Die Verwendung der im destruktiven Stoffwechsel frei werdenden Energie ist eine verschiedene. Unter anderem dient sie zweifellos auch

zu zahlreichen Synthesen, so der Eiweißsynthese aus NH_3 oder HNO_3. Das einmal gebildete Eiweiß aber kann gerade wie Kohlehydrat auch wieder als Energiequelle dienen, wobei Ammoniak oder freier N entsteht. Die Stickstoffbindung wird dann wieder unter Energieaufwand durch Kohlehydratverbrennung von Clostridium Pasteurianum etc. besorgt.

Von besonderem Interesse sind dann noch die nur zum Teil in der Tabelle aufgenommenen Mikroorganismen, die durch Verbrennung von H, H_2 S, CH_4 NH_3 Energiegewinn erzielen und die mit dieser Energie — nicht mit Sonnenlicht — aus Kohlensäure organische Substanz aufbauen. Da aber die reduzierten Substanzen, die sie verarbeiten, jedenfalls zum Teil Produkte der Tätigkeit anderer Organismen sind, so sind auch diese Formen nicht völlig autotroph, sondern von der grünen Pflanze abhängig. Wenn sich aber WINOGRADSKYS Auffassung der Eisenbakterien bestätigen sollte, dann hätten wir Organismen, die auf Kosten oxydabler aus der Erde kommender Verbindungen lebten; zweifellos wird auch der Wasserstoff und Schwefelwasserstoff sowie Nitrit zum Teil anorganischen Prozessen entstammen, nicht aber NH_3 und CH_4.

So zeigt diese Tabelle die Hauptzüge des Stoffkreislaufes in der organischen Welt, wenigstens in qualitativer Hinsicht. Wie sich die quantitative Seite aller dieser Prozesse stellt, das vermögen wir nicht zu überblicken, und so können wir nicht sagen, ob das Leben auf unserem Planeten in Zunahme oder in Abnahme begriffen ist, und ob es einmal gar wegen Stoffmangel aufhören muß.

Vorlesung 19.

Energiewechsel.

Wir haben jetzt ein Bild vom Stoffwechsel der Pflanzen gewonnen und haben gesehen, daß trotz der unendlichen Mannigfaltigkeit sich doch überall zwei Grundvorgänge ergeben, die prinzipiell voneinander verschieden sind: Assimilation und Dissimilation. Die Bedeutung der Assimilation ist ohne weiteres verständlich; wir sehen ja, daß die Pflanzen dauernd wachsen, und zu der dabei auftretenden Vergrößerung bedürfen sie notwendigerweise einer Aufnahme von Stoffen aus der Umgebung und einer Verwandlung derselben in Körpersubstanz. Weniger verständlich ist der Vorgang der Dissimilation, der wieder zum Teil das vernichtet, was die Assimilation geschaffen hat. Wir haben aber schon erkannt, daß dieser destruktive Stoffwechsel dem Energiegewinn dient. So schließt sich eine Betrachtung des Energiegewinnes und Energiewechsels an die Behandlung des Stoffwechsels naturgemäß an.

Als selbstverständliche Voraussetzung einer derartigen Betrachtung gilt nun das Gesetz von der Erhaltung der Energie. So wenig die Pflanze imstande ist, Stoff zu erschaffen, so wenig kann sie

Energie erzeugen; sie kann Stoff und Energie nur von außen beziehen und kann sie verwandeln.

Als Quellen der Energie kommen in Betracht einerseits freie Energie, die strahlende Energie der Elektrizität, der Wärme, des Lichtes; andererseits die an Körper gebundene Energie. Daß die Pflanze elektrische Energie, die ihr in freiem Zustand von außen geboten wird, irgendwie auszunutzen versteht, ist nicht wahrscheinlich; jedenfalls aber ist uns davon nichts bekannt; wir wissen im Gegenteil, daß die Pflanze ohne solche Energiezufuhr gedeiht. Anders ist es mit der Wärme. Es ist schon früher ausgeführt worden, daß alle pflanzliche Tätigkeit an bestimmte engbegrenzte Temperaturen gebunden ist. Damit ist aber durchaus nicht gesagt, daß die Wärme des Außenmediums eine Energiequelle für die Pflanze darstellt. Nun besteht ja gar kein Zweifel darüber, daß die Pflanze Wärme aus ihrer Umgebung absorbieren *muß*, sobald sie tiefer temperiert ist als die Außenwelt; und dieser Fall ist keineswegs selten. Nimmt dann die Pflanze auf diese Art Wärme auf, so steigt damit notwendig ihr Energieinhalt. Diese Tatsache ist aber nur von geringem Interesse, weil sie ganz selbstverständlich ist. Was wir eigentlich wissen möchten, wäre, ob die Pflanze eine solche Wärmezufuhr von außen her *nötig* hat, und auf diese Frage können wir keine sichere Antwort geben; aller Wahrscheinlichkeit nach braucht sie dieselbe nicht. — Ganz anders verhält es sich mit der dritten Form der freien Energie, dem Licht. Wir wissen, daß die *grüne* Pflanze die Lichtenergie zu ihrem Gedeihen nötig hat, daß sie große Blattflächen entwickelt, um mit ihnen Licht einzufangen und zu absorbieren. Ein Teil der absorbierten Lichtenergie wird im Blatt in chemische Energie umgesetzt, die sich in den Assimilaten wiederfindet; erst diese chemische Energie der Assimilate und nicht das Sonnenlicht direkt leistet dann Arbeit — und zwar ebensowohl in der grünen Pflanze wie in der farblosen. Denn die letztere ist ja, wie bemerkt wurde, auf die Assimilate der grünen Pflanze durchaus angewiesen. Demnach spielt die Energie des Lichtes *indirekt* auch bei den heterotrophen Pflanzen die größte Rolle. Faßt man aber nur die *nächsten* Quellen der Energie ins Auge, so muß man sagen, daß diese zum Teil vom Licht, zum Teil auch von der Nahrung herrührt.

Was wir nun zu untersuchen haben, ist die Frage: in welcher Weise wird die eingeführte Energie umgestaltet? So gut wie im Organismus chemische Verbindungen auftreten, die nur *er* zu bilden vermag, so gut könnten auch Energieformen in ihm entstehen, die anderwärts nicht bekannt sind. Einstweilen wissen wir aber von solchen spezifisch organischen Energien nichts. Aber wir kennen die Veränderungen der eingeführten Energie überhaupt nur sehr wenig. Der Forschung zugänglich sind vor allem die nach außen tretenden Endglieder der Verwandlungen, während über die Veränderungen im Innern nur Vermutungen aufgestellt werden können. Unter allen diesen Endgliedern der Verwandlung steht als die wichtigste: die mechanische Energie. Die Bewegungen, die der Organismus sowie seine Teile ausführen, sind offenbar eine seiner auffallendsten und darum auch meiststudierten Leistungen. Daneben ist die Produktion von Wärme zu nennen als ein Vorgang von sehr großer Verbreitung, über dessen Bedeutung wir freilich nur wenig wissen, während wir über seine Ursachen genauer orientiert sind. Außer der Wärmebil-

dung ist dann noch die Entstehung von elektrischen Strömen und von Licht in der Pflanze zu besprechen, zwei Erscheinungen, die bis heute in der Pflanzenphysiologie nur eine unbedeutende Rolle spielen.

Es ist jetzt unsere Aufgabe, die Entstehung dieser Energieformen in der Pflanze etwas näher zu betrachten und ihren Zusammenhang mit dem Stoffwechsel aufzudecken. Wir beginnen mit der Wärme.

Die Pflanze folgt im allgemeinen in ihrer Temperatur dem Außenmedium; sie gibt manchmal Wärme nach außen ab, manchmal nimmt sie solche von außen auf; sie entbehrt also besonderer Einrichtungen, wie sie die sog. warmblütigen Tiere besitzen, um eine konstante, von der Außenwelt unabhängige Temperatur zu erzielen. Durch Strahlung, außerdem aber auch durch Transpiration, kann die Temperatur des Pflanzenkörpers sogar unter die der Umgebung herabgedrückt werden. Will man eine Produktion von Wärme in der Pflanze nachweisen, so gilt es demnach, die Strahlung und vor allem die Transpiration zu hindern und auch Wärmeverluste durch Leitung einzuschränken, andrerseits natürlich auch die Ursachen eines Wärmegewinns von außen, also vor allem Insolation, zu vermeiden. Die alleinige Unterdrückung der Transpiration bewirkt es oft schon, daß ein Pflanzenteil, der bisher unter der Lufttemperatur blieb, nunmehr eine Temperatur annimmt, die die Lufttemperatur etwas übersteigt. Deutlicher läßt sich eine Temperatursteigerung nachweisen, wenn man entweder von vornherein massige Pflanzenteile, die also eine kleine Oberfläche haben, zur Untersuchung wählt, oder wenn man die Versuchsobjekte in größeren Mengen anhäuft und mit einem schlechten Wärmeleiter umgibt. So übersteigt die Temperatur in vielen Infloreszenzen die Temperatur der Luft um ein Beträchtliches; Ueberschüsse von 5—10 ° C sind keine Seltenheit. Erwärmungen um einige Grade kann man leicht durch Anhäufen von keimenden Samen, Vegetationspunkten, Blütenknospen in einer Kochflasche erzielen, wenn man diese mit einem schlechten Wärmeleiter umgibt und außerdem dafür Sorge trägt, daß genügend Sauerstoff in sie eindringen kann. Werden die gleichen Objekte in totem Zustande unter denselben Bedingungen beobachtet, so bleibt die Temperatursteigerung aus, wenn Mikroorganismen ferne gehalten werden. Handelt es sich aber um den Nachweis geringerer Temperaturdifferenzen an einzelnen Pflanzenorganen, so hat man sich der bekannten thermoelektrischen Methode zu bedienen; die zwei Lötstellen zwischen Kupfer- und Eisendraht werden in Form von Nadeln hergestellt, die überfirnißt sind; die eine wird in den zu untersuchenden Pflanzenteil eingestochen, die andere befindet sich in Luft oder in einem anderen Pflanzenteil, der als Vergleichsobjekt dient, und ein Galvanometer läßt dann aus der Größe seines Ausschlages direkt auf die Temperaturdifferenz zwischen beiden Nadeln schließen (DUTROCHET 1840).

Auf diese Weise kann man aber nur q u a l i t a t i v feststellen, ob eine Pflanze Wärme produziert oder nicht, die wichtigere Frage nach der M e n g e der produzierten Wärme läßt sich nur durch minutiöse kalorimetrische Untersuchungen eruieren, denen mannigfache Schwierigkeiten entgegenstehen. Nach G. BONNIER (1893) kann 1 kg keimender Samen oder junger Pflänzchen pro Minute 20—50, ja selbst über 100 Kalorien, also ganz respektable Wärmemengen, entwickeln (1 Kal. = die Wärmemenge, die 1 g Wasser von 0 auf 1 ° C er-

wärmt). Daß bei der Wärmeproduktion der Zustand der Pflanze und die äußeren Umstände eine große Rolle spielen, tritt nicht nur bei den kalorimetrischen, sondern auch schon bei thermometrischen Messungen hervor. Und an die letzteren müssen wir uns zurzeit halten, da erst wenige kalorimetrische Untersuchungen angestellt sind.

In auffallender Weise hängt die Wärmeproduktion vom Entwicklungszustand des Pflanzenteils ab, derart, daß im allgemeinen die Vegetationspunkte und die jugendlichen Organe mehr Wärme produzieren als die gleichen Teile im erwachsenen Zustand; doch hat DUTROCHET (1840) auch für die erwachsenen Stengel vieler Pflanzen einen Ueberschuß von 0,1 bis 0,3 ° C über die Lufttemperatur konstatieren können, wenn die Transpiration aufgehoben war. Aehnlich verhalten sich auch Hutpilze, während in Blättern und Früchten die Erwärmung durchgehends noch geringer ausfällt. Aber es gibt auch Organe, die im erwachsenen Zustand die maximale Wärmeproduktion aufweisen, und gerade die stärksten Temperaturüberschüsse und die höchsten Temperaturen sind in ausgewachsenen Teilen von Blüten und Infloreszenzen nachgewiesen worden. An diese Objekte wird man sich überhaupt zu halten haben, wenn es sich darum handelt, die Wärmebildung in der Pflanze bequem zu demonstrieren, denn hier genügt oft schon das Gefühl zu ihrem Nachweis. Das Thermometer hat dann auch ergeben, daß die Infloreszenzen von Palmen und Cycadeen, sowie gewisse Partien in der Blüte von Victoria regia nicht selten 10 und mehr Grad höher temperiert sind als die Luft, und namentlich bei Araceen werden noch viel höhere Werte erreicht. So fand KRAUS (1894) an Thermometern, die von mehreren Keulen von Arum italicum umgeben waren, maximale Temperaturen von 49,2 und selbst 51,3 ° C, und diese waren um 33,2 bezw. 35,9 ° C höher als die Lufttemperatur. In der Natur wird wohl durch Transpiration für die nötige Abkühlung gesorgt werden, denn die im Experiment gefundenen Temperaturen könnte die Pflanze auf die Dauer schwerlich aushalten. Besondere Anpassungen können freilich überall ausgebildet werden, und so kennen wir auch Bakterien, die durch hohe Lage ihres Temperaturmaximums ausgezeichnet sind, und die sehr lebhaft Wärme produzieren (COHN 1893).

Von solchen thermophilen Bakterien wird auch die starke Temperaturerhöhung bewirkt, die nicht selten in aufgeschichtetem Heu wahrgenommen wird. Nach MIEHE (1907) führen zunächst der Bacillus coli und Oidium lactis eine Temperatursteigerung bis zu 40° C herbei und machen dadurch erst die Entwicklung des eigentlichen Wärmebildners, Bac. calfactor, möglich. Denn dieser hat bei etwa 30 ° C sein Minimum und er kann dann bis nahezu auf 70 ° C (seinem Maximum) die Temperatur des Heues steigern. In sterilisiertem Heu bleibt die Erwärmung aus.

Unter den äußeren Einflüssen ist an erster Stelle die Temperatur selbst zu nennen, denn die Wärmebildung macht die Pflanze nicht etwa unabhängig von der Außentemperatur; wie bei der Verbrennung der Kohle etc. läßt sich der Beginn der Wärmeproduktion erst durch eine genügend hohe Temperatur erzielen. Die selbst erzeugte Wärme bietet also keinen Schutz gegen Frost. Die Knospen von Aesculus konnten bei 5—6 ° C das Thermometer nicht zum Steigen veranlassen, während sie bei ca. 20 ° einen Ueberschuß von 0,63 ° C ergaben; Weizenkeimlinge, die bei 11 ° einen

Ueberschuß von 1,1 ° ergaben, erzielten 1,4° C bei 15° C. Es fehlt aber noch an systematischen Untersuchungen dieser Abhängigkeit; insbesondere müßte eingehend erforscht werden, ob mit dem Steigen der Außentemperatur über ein gewisses Maß die Wärmeproduktion von seiten der Pflanze wieder eingeschränkt wird; wie es scheint, ist das nicht der Fall.

Sehr häufig ist eine gewisse Gesetzmäßigkeit im zeitlichen Verlauf der Wärmeentwicklung beobachtet worden. Bei Arum italicum hat die jugendliche Infloreszenz zunächst ungefähr denselben Wärmeüberschuß, wie beliebige andere Pflanzenteile. Die starke Erwärmung setzt erst mit der Oeffnung der Spatha gegen Abend ein, nimmt rasch an Intensität zu, um noch vor Mitternacht ein ausgesprochenes Maximum zu erlangen. Am nächsten Morgen ist wieder die Lufttemperatur erreicht, und es bleibt bei dieser einmaligen Erwärmung. Bei Victoria regia macht sich schon 9 Stunden vor Eröffnung der Blüte der Beginn der Erwärmung geltend, und diese steigt bald nach der Oeffnung (gegen Abend) auf ihren maximalen Wert, es tritt dann im Laufe der Nacht Abkühlung ein, aber auf diese folgt am Abend des zweiten Tages ein zweites, kleineres Maximum (Knoch 1899). Solche Periodizität ist nun bei allen länger andauernden Wärmeproduktionen zur Beobachtung gelangt. Das Maximum zeigt nicht selten von Tag zu Tag eine Verschiebung nach vor- oder rückwärts, fällt aber auf die Tagesstunden, Vor- oder Nachmittag, anscheinend nie auf die Nacht (Kraus 1896). Die nächste Ursache dieser Periodizität muß natürlich mit einer periodischen Aenderung in der Außenwelt verknüpft sein, es ist aber zurzeit nicht genauer verfolgt, ob etwa die Temperatur in diesem Sinne wirkt.

Eine sehr enge Beziehung weist die Wärmeproduktion zur Atmung auf. Es wurde schon erwähnt, daß der oben geschilderte Versuch mit keimenden Samen nur dann gelingt, wenn für genügende Sauerstoffzufuhr gesorgt ist. Auch ist schon lange bekannt, daß der Sauerstoffkonsum mit der Erwärmung steigt, und daß er bei den sich stark erwärmenden Blüten und Infloreszenzen ein ganz enormer ist. Eingehende Untersuchungen an Arum italicum hat schon Garreau (1851) ausgeführt, der eine fast vollkommene Proportionalität zwischen Sauerstoffaufnahme und Temperaturzunahme feststellte. Andrerseits konnte Eriksson (1881) nachweisen, daß mit Entziehung des Sauerstoffs, also mit Beginn der intramolekularen Atmung, die Temperatur sich kaum über die der Luft erhebt. Bei Arum z. B. ergab sich ein Temperaturüberschuß von 0,3° bei intramolekularer Atmung, gegenüber 16,5° bei normaler Atmung, bei Raphanuskeimlingen 0,2° C gegenüber 5,7° C. Auf der anderen Seite ist bekannt, daß in Gärungen, auch wenn sie anaerob verlaufen, beträchtliche Erwärmungen des Gärsubstrats eintreten können. Eriksson fand z. B. unter bestimmten Versuchsbedingungen durch gärende Hefe einen Temperaturüberschuß von fast 4° C, während dieselbe Hefe die Temperatur nur um 0,2° C steigerte, wenn sie statt Traubenzucker Milchzucker erhielt, also keine Gärung erregen konnte. Das stimmt mit der früher konstatierten Tatsache, daß das Leben aerober Pflanzen durch die intramolekulare Atmung nicht, bei den Anaeroben aber durch die Gärung sehr wohl unterhalten werden kann. Wenn wir schließlich noch erwähnen, daß auch bei der durch traumatische Einflüsse er-

zielten Atmungssteigerung (vgl. S. 233) eine Vermehrung der Wärmeproduktion beobachtet wurde (Richards 1896), so sind wohl Beziehungen zwischen Atmung und Wärmeproduktion zur Genüge konstatiert.

Diese Beziehungen erfahren am einfachsten eine Erklärung, wenn wir annehmen, daß die Atmung sowie die verwandte Gärung die Quelle der produzierten Wärme ist. Es ist ja früher ausdrücklich darauf hingewiesen worden, daß bei der Oxydation organischer Stoffe und ebenso bei manchen Zerspaltungen chemische Energie frei werden muß, und gerade in dieser frei werdenden Energie erblickten wir die Bedeutung der genannten Vorgänge. Daß nun diese frei werdende Energie teilweise oder völlig als Wärme auftreten kann, bedarf keines Beweises, da wir uns ja auch im gewöhnlichen Leben zur Erzeugung von Wärme der Verbrennung bedienen. Wohl aber kann man die Frage aufwerfen, ob die Atmung auch zur Erzielung der beobachteten Wärmemengen genüge. Das ist bis jetzt nur durch Bonnier (1893) näher verfolgt worden, der die gemessenen Wärmemengen verglich mit den auf Grund der Sauerstoffaufnahme bezw. der Kohlensäureabgabe berechneten theoretischen Mengen. Wenn seine Experimente und Berechnungen zutreffen — eine Nachprüfung wäre zu wünschen — dann würde tatsächlich bei der Keimung vieler Samen mehr Wärme — oft die doppelte Menge — produziert, als bei der Atmung entstanden sein kann. Nun gibt es ja auch andere Prozesse in der Pflanze, die zur Wärmebildung führen können, so die Lösung von festen Körpern, die Mischung von Flüssigkeiten, ferner die Quellung und endlich die Reibung, z. B. die Reibung des Wasserstromes an den Gefäßwandungen. Inwieweit diese Prozesse im einzelnen tatsächlich eine Rolle spielen, wissen wir nicht, wir werden aber kaum fehl gehen, wenn wir annehmen, daß sie von sekundärer Bedeutung sind, und daß tatsächlich die Atmung in erster Linie als Quelle der vegetabilischen Wärme zu bezeichnen ist.

Wenn nun aber der gesamte Inhalt des Atmungsmaterials an chemischer Energie durch die Atmung als Wärme frei gemacht würde, so könnten wir an der früher gegebenen Deutung der Atmung nicht festhalten. Soll die Atmung eine Quelle der Energie zum Unterhalt des Lebensbetriebes liefern, so kann die chemische Energie nicht völlig in Wärme umgesetzt werden, denn sonst müßte man ja, wie schon hervorgehoben wurde, die Atmung durch von außen zugeführte Wärme ersetzen können, was nicht der Fall ist. Es müssen offenbar andere Energieformen in der Atmung erzeugt werden, die auf andere Weise nicht hergestellt werden können; die Wärme kann nur Nebenprodukt sein — ja sie muß sogar geradezu als ein Verlust an verwendbarer Energie bezeichnet werden. In der Tat gaben erwachsene Pflanzenorgane in Bonniers Versuchen stets viel weniger Wärme ab, als man aus ihrer Atemgröße berechnen konnte. Hier war also die bei der Atmung gewonnene Energie nicht zu Wärmebildung verwendet, oder es war die entstehende Wärme sofort bei chemischen Prozessen verbraucht worden. Es giebt indes auch erwachsene Organe, die lebhaft Wärme produzieren, so vor allem die Blüten. Bei Arum italicum z. B. ist es ein ganz bestimmtes Organ nämlich die „Keule", welches die Wärme produziert. Diese Keul besteht nach den Untersuchungen von G. Kraus (1894/95) vor de Aufblühen zu $^3/_5$ aus Wasser, zu $^2/_5$ aus Trockensubstanz; und in

Trockensubstanz finden sich 80 Proz. Kohlehydrate, die im Laufe weniger Stunden völlig verbraucht werden und nachweislich fast vollkommen zu Kohlensäure und Wasser verbrennen, während die N-haltige Substanz intakt bleibt. Die Keule ist aber ein ausgewachsenes Organ, das bald nach der Blüte funktionslos wird, und in dem während der rapiden Verbrennung irgend welche besondere Leistungen, wie sie in wachsenden Organen stattfinden müssen, gar nicht vermutet werden können. Es läßt sich also in diesem Fall die Annahme, es werde die ganze Kohlehydratmenge ausschließlich zur Wärmebildung verbraucht, gar nicht umgehen. Daß aber solche Stoffmengen ohne irgend welchen Nutzen für die Pflanze zu Heizzwecken ausgegeben werden, wird niemand annehmen wollen. Man wird daher bei Arum und überhaupt bei den wärmeproduzierenden Blüten die auftretende Wärme nicht als nutzloses Nebenprodukt ansehen dürfen, sondern als Hauptprodukt betrachten, das seine Bedeutung in der Anlockung von Insekten hat, wie das von DELPINO (1870) und KRAUS (1894/95) ausgeführt wurde. Bei den Palmen dient die Wärme vielleicht auch zur Sprengung der Spatha (KRAUS 1896). Man wird aber dann diese Wärmeproduktion in den Blüten als ein Phänomen sui generis bezeichnen müssen, das biologisch mit der Wärmeproduktion an anderen Orten gar nichts zu tun hat, wenn auch die Wärme, rein physiologisch betrachtet, auf die gleiche Weise erzeugt wird, wie bei der gewöhnlichen Atmung aller Pflanzen, aller Organismen.

Wenn wir also zurzeit eine sichere Deutung für die Wärmeproduktion in der Pflanze im allgemeinen nicht geben können, so ist doch der Weg klar vorgezeichnet, wie wir zu einer solchen gelangen können. Es sind dazu umfassende kalorimetrische Untersuchungen nötig, die allein einen Aufschluß geben können, welche Wärmemengen erzeugt werden, und in welchem Verhältnis sie zu der Gesamtenergie stehen, die bei der Atmung in Freiheit gesetzt werden kann. Trotz alledem sind wir über die Wärmeproduktion noch gut orientiert im Vergleich zu den geringen Kenntnissen, die wir über die Lichtproduktion in der Pflanze haben. Freilich ist auch die Aussendung von Licht eine sehr viel seltenere Erscheinung als die Erzeugung von Wärme, und deshalb ist sie von geringerem Interesse. Das „Leuchten" ist im Pflanzenreich auf gewisse Pilze und Bakterien beschränkt. (Lit. bei MOLISCH 1904.) Es ist unmittelbar an den Lebensprozeß gekettet, und man hat bis jetzt eine Substanz, die Lichtstrahlen aussendet, noch nicht aus dem Organismus isolieren können, obwohl leblose leuchtende Substanzen bekannt sind und auch von manchen Tieren ausgeschieden werden. Das Leuchten beruht nicht etwa auf „Lichtspeicherung", sondern es ist von einer vorhergehenden Beleuchtung ganz unabhängig; leuchtende Bakterien und Rhizomorphen senden auch bei andauernder Dunkelkultur ihre Strahlen aus. Zweifellos steht fest, daß das Leuchten nur bei Sauerstoffzufuhr vor sich geht (vgl. S. 119), also einem Oxydationsprozeß entspringt. Man kann es aber nicht ohne weiteres auf die Atmung zurückführen (MOLISCH 1904), denn unter gewissen Umständen, insbesondere bei hoher Temperatur, hört das Leuch
während die Atmung gesteigert wird. Vielfach geht das
mögen einer bestimmten Spezies durch hohe Temperatur
andere Einwirkungen dauernd verloren, obwohl W

Atmung ungeschwächt weiter gehen. BEIJERINCK (1890) hat für die von ihm studierten Bakterien auch nachweisen können, daß das Leuchten von der Gegenwart bestimmter Nährstoffe abhängt. Da diese aber bei verschiedenen Arten different sind, so läßt sich hieraus kein Schluß von allgemeinerer Bedeutung ziehen. Und noch weniger als über die Ursachen, wissen wir über den Nutzen, den das Leuchten den betreffenden Organismen gewährt. Bei dieser Sachlage scheint es uns am zweckmäßigsten, auf die bisher erforschten Details (vgl. MOLISCH 1904) gar nicht einzugehen und uns sofort zu einer dritten Energieform zu wenden, die in Pflanzen zur Beobachtung gelangt, nämlich zur Elektrizität.

Es ist schon lange bekannt, daß man von unverletzten lebenden Pflanzenteilen elektrische Ströme ableiten kann, die mit Hilfe eines feinen Galvanometers oder des Kapillarelektrometers nachgewiesen werden können. Legt man nichtpolarisierbare Elektroden an das Blatt einer beliebigen Dikotyle derart, daß die eine Elektrode das Mesophyll, die andere die Mittelrippe berührt, so findet man in der Regel einen positiven Strom, der in der Richtung von der Rippe zur Blattfläche geht. Die Rippe verhält sich also positiv gegenüber der Blattfläche; sie verhält sich ferner ebenfalls positiv gegen die schwächeren Seitennerven. Verbindet man aber zwei symmetrisch zur Rippe gelegene Punkte, so erhält man keinen Strom; ebensowenig, wenn man zwei beliebige Punkte eines Stengels verbindet. Treten, wie im letztgenannten Fall, in der intakten Pflanze keine Ströme auf, so lassen sie sich sofort erzielen, wenn man Einschnitte oder Quetschungen anbringt, und es wird dann diejenige Elektrode positiv, die der Verletzung zunächst liegt. Verbindet man die intakte Epidermis mit dem Querschnitt eines Blattes, so ergibt sich ein Strom in der Richtung nach der Verletzungsstelle; dieser wechselt aber seine Richtung, wenn nun die Epidermis abgetragen wird, wenn also ein Längsschnitt mit einem Querschnitt verbunden wird, er fließt jetzt vom letzteren zum ersteren.

Im Jahre 1878 machte KUNKEL den Versuch, alle in der Pflanze beobachteten elektrischen Ströme auf eine einzige Ursache, nämlich auf Wasserströmungen, zurückzuführen. Daß durch Wasserströmung tatsächlich Störungen des elektrischen Gleichgewichts verursacht werden können, ist von physikalischer Seite einwandsfrei erwiesen. Die oben kurz angeführten Erfolge an der lebenden unverletzten Pflanze, die natürlich das größte Interesse in Anspruch nehmen, wären nach KUNKELS Auffassung nur dadurch bedingt, daß Nerven und Blattfläche in verschiedenem Grade benetzbar sind, und daß beim Ansetzen der feuchten Elektroden an beiden Stellen verschiedenartige Wasserströmungen entstehen sollen. Danach hätte also die beobachtete Elektrizität mit dem Leben der Pflanze gar nichts zu tun, sie müßte sich ebensogut am toten Blatt einstellen.

Die KUNKELsche Anschauung hat nun der Kritik nicht standhalten können, und neuere Untersuchungen, zumal die von O. HAACKE (1892), haben in klarster Weise gezeigt, daß die elektrischen Ströme in der Pflanze ein viel komplizierteres Phänomen sind. Wasser-[illegible] kann zwar eine Ursache derselben sein, aber sie ist zweifel-[illegible] einzige, noch auch die wichtigste. Es gelingt nämlich, [illegible]igte, auch an überall gleichmäßig benetzbaren Blättern [illegible]en, während sie von einer dünnen Wasserschicht

bedeckt sind, einen Strom abzuleiten. Andrerseits läßt sich kein deutlicher Einfluß der sehr lebhaften Wasserbewegungen, die mit der Transpiration verknüpft sind, auf die elektrischen Erscheinungen nachweisen. Dagegen hängen letztere in höchst auffallender Weise mit der Lebenstätigkeit der Pflanze zusammen. So zeigen z. B. getötete Blätter die normalen Ströme nicht. Auch hängt das Auftreten von Elektrizität in augenfälligster Weise von der Atmung ab; mit der Absperrung des Sauerstoffes hören die Ströme sofort auf, bei stark atmenden Pflanzenteilen, z. B. den vorhin besprochenen Arum-Infloreszenzen, sind sie ganz besonders intensiv. Aber nicht nur mit der Atmung, auch mit der Kohlenstoffassimilation sind Veränderungen in der elektrischen Spannung verbunden. Bei chlorophyllfreien Organen ändert eine Verdunklung nichts an dem beobachteten Strom, dagegen wird derselbe an chlorophyllführenden Pflanzenteilen durch eine Verdunklung, also eine Sistierung der CO_2-Assimilation, sehr wesentlich beeinflußt. Endlich wäre zu erwähnen, daß bei Pflanzen, die wie Mimosa und Dionaea lebhafte Reizbewegungen ausführen, mit diesen Bewegungen auffallende und gesetzmäßige elektrische Strömungen Hand in Hand gehen (MUNCK 1876, BURDON-SANDERSON 1888, vgl. auch FITTING 1906).

Man wird aus dem Angeführten entnehmen dürfen, daß elektrische Spannungsdifferenzen in der Pflanze überall da auftreten, wo chemische oder physikalische Unterschiede im Verhalten benachbarter Teile zustande kommen. Demnach können ebenso zwischen den Teilen einer Zelle, ja sogar eines Zellorgans, als zwischen einzelnen Zellen oder ganzen Geweben solche Spannungen sich einstellen.

Da Näheres über die Ursachen der Elektrizität nicht bekannt ist, vor allem aber, weil über eine eventuelle Bedeutung elektrischer Ströme in der Pflanze nicht einmal Vermutungen ausgesprochen werden können, wollen wir uns mit den wenigen Andeutungen begnügen. (Man vgl. BIEDERMANN 1895, PFEFFER, Phys. II, 861).

Unter allen Leistungen der Pflanze tritt, wie schon früher bemerkt, die Produktion mechanischer Energie am meisten hervor, und die durch sie vermittelten Bewegungen sind ungleich genauer studiert als die elektrischen, thermischen und Lichterscheinungen. Zum Teil sind wir mit diesen Bewegungen schon bekannt, denn bei Besprechung der Aufnahme und Verarbeitung der Stoffe in der Pflanze mußte auch deren Bewegung behandelt werden, und so haben wir auch mehrfach der bei der Stoffbewegung in der Pflanze wirksamen Kräfte gedacht. Später haben wir noch andere Bewegungen ins Auge zu fassen: die freie Ortsbewegung niederer Pflanzen, die dieser analoge Protoplasmaströmung innerhalb der Zelle und schließlich die zahllosen Bewegungserscheinungen an festgewachsenen Pflanzenteilen. Bei allen diesen Bewegungen muß die Pflanze innere wie äußere Widerstände überwinden; sie hat also Arbeit zu leisten. Auch ohne eine genauere Kenntnis der einzelnen Bewegungsformen können wir schon jetzt summarisch untersuchen, woher die Pflanze die zu ihrer Ausführung nötige Energie nimmt.

Dabei stoßen wir wieder zunächst auf die chemische Energie, der zweifellos auch bei den Bewegungen eine fundamentale Rolle zukommt. Gewiß ist diese zum Teil eine indirekte, insofern als ohne die chemische bei der Atmung frei werdende Energie überhaupt ein Aufbau der Pflanze, also die Herstellung des Apparates, der die Be-

wegungen auszuführen hat, unmöglich ist. Aber auch an der direkten Mitwirkung der im Destruktionsstoffwechsel frei werdenden Energie ist nicht zu zweifeln, denn man weiß, daß zahllose Bewegungserscheinungen auf das engste an die Atmung gekettet sind und bei intramolekularer Atmung der gewöhnlichen Pflanzen sofort stillstehen. Mit der Konstatierung dieser Tatsache ist jedoch nur nachgewiesen, daß die Atmung absolut unerläßliche Bedingung für die Bewegung ist, nicht daß sie die Energie für dieselbe liefert (PFEFFER 1892). Es ist aber sehr wahrscheinlich, daß die Atmung häufig eine direkte energetische Bedeutung hat, mit anderen Worten, daß die frei werdende chemische Energie direkt in mechanische umgewandelt wird. Aber zu beweisen ist diese Vermutung nicht. Man beruft sich ja gewöhnlich bei Behandlung der Bedeutung der Atmung auf die Arbeitsleistung durch andere Verbrennungen. Bei diesen, z. B. bei der Verbrennung von Holz oder Kohle in der Dampfmaschine, findet aber zunächst eine Verwandlung der chemischen Energie in Wärme statt, und erst die Wärme leistet Arbeit. In der Pflanze kann aber, wie schon oben auseinandergesetzt wurde, die in der Atmung erzeugte Wärme keine große Rolle spielen, da sie sich nicht durch anderweitig erzeugte Wärme ersetzen läßt. — Aber selbst wenn der exakte Nachweis vorläge, daß die Atmung eine rein energetische Bedeutung haben kann, so wären wir mit dieser Konstatierung noch nicht befriedigt, denn es fehlen uns alle Kenntnisse darüber, wie ihre chemische Energie direkt in mechanische umgewandelt wird.

Unter diesen Umständen gewinnen die anderen Energieformen, die in vielen Fällen als nächste Ursachen von Bewegung erkennbar sind, an Interesse, weil sie viel durchsichtiger, leichter verständlich sind, und es ist das besondere Verdienst W. PFEFFERS (1892), auf Kräfte, die in der Pflanze Arbeit leisten, ohne direkt mit der Atmung zusammenzuhängen, nachdrücklichst hingewiesen zu haben. Solche Unabhängigkeit von chemischer Energie findet sich etwa in folgenden Fällen:

1. In der Wirkung der osmotischen Energie, die nicht nur zu Bewegungen der Nährstoffe, sondern auch zu gewaltigen Druckleistungen und Spannungen in der Pflanze führt. Die osmotische Energie eines Stoffes ist dabei von dessen Leistungen in chemischer Hinsicht höchst unabhängig und kann deshalb in keiner Weise aus seiner Verbrennungswärme abgeleitet werden. Ein von PFEFFER angeführtes Beispiel mag das näher erläutern. Nehmen wir an, der osmotische Druck sei durch Glukose bewirkt, die im Zellsaft gelöst ist, dann haben wir einen Körper, der nicht nur eine hohe osmotische Energie, sondern auch eine bedeutende chemische Energie besitzt. Denken wir uns aber, daß die Glukose vollkommen zu Oxalsäure veratmet wird, so ist mit dieser Oxydation ein Verlust des Zellsaftes an freier chemischer Energie gegeben, während gleichzeitig die osmotische Energie verdreifacht wird. Es können also stark oxydierte Stoffe mit geringem Inhalt an chemischer Energie große Mengen von osmotischer Energie aufweisen.

2. Unabhängig von chemischer Energie sind ferner alle die Vorgänge, die der Leistung von „Oberflächenenergie“ entspringen. Dahin gehören u. a. die Erscheinungen der Quellung und Oberflächenspannung, über deren oft ansehnliche Leistungen in pflanzlichen Bewegungen noch zu berichten sein wird.

3. Auch die „Formenergie“, die uns z. B. bei der Kohäsion der Körper entgegen tritt, wäre hier zu nennen und endlich

4. die Kristallisations- oder Ausscheidungsenergie, die offenbar beim Wachstum der Zellmembran eine wichtige Rolle spielt.

Die mechanischen Leistungen dieser Energieformen lassen sich vielfach direkt messen, und deshalb wurde oben gesagt, sie seien leichter verständlich als die chemische Energie, deren mechanische Leistung uns gänzlich unbekannt ist. Man darf aber nie vergessen, daß die chemische Energie trotzdem in der Pflanze eine sehr wichtige Rolle spielen kann, und es ist meistens prinzipiell verfehlt, die beobachteten Bewegungen nur auf die besser bekannten Kräfte zurückzuführen, die anderen aber zu ignorieren.

Der Ueberblick über die Energieformen in der Pflanze zeigt uns vor allem, wie weit wir noch vom Ziele, eine wirkliche Einsicht in den Energiewechsel zu gewinnen, entfernt sind. Das ist übrigens auch gar nicht anders zu erwarten, da ja auch in der anorganischen Welt eine solche lückenlose Einsicht bei weitem nicht erreicht ist. Ein Grund aber, das sei nochmals betont, liegt nicht vor, das Gesetz der Erhaltung der Energie auf dem Gebiete der Organismen zu leugnen.

II. Teil.

Formwechsel.

Vorlesung 20.

Einleitung. — Das Wachstum der Zelle.

In dem zweiten Teil unserer Vorlesungen soll uns der Formwechsel der Pflanze beschäftigen. Wir suchen die Ursachen ihres Wachstums, ihrer Gestaltung, ihres Entwicklungsganges zu ergründen. Man hat früher die Gestaltungsprozesse als etwas Gegebenes betrachtet, man hat sie entweder nur deskriptiv oder auch „vergleichend“, d. h. unter dem Gesichtspunkt der Deszendenzlehre behandelt. Daß es sich auch hier um ein Gebiet handelt, in dem kausale Forschung nicht ausgeschlossen ist, haben Morphologen und Physiologen in neuerer Zeit mehr und mehr betont. SACHS, VOECHTING, GOEBEL, KLEBS und BERTHOLD möchten wir an erster Stelle als die Begründer der „Physiologie der Entwicklung“ nennen. Eine zusammenfassende Darstellung dieses Zweiges unserer Wissenschaft hat aber bisher noch gefehlt. Dem nachfolgenden Versuch einer solchen wird deshalb gewiß manche Unvollkommenheit anhaften. Trotzdem glauben wir mit der Abtrennung dieses Forschungsgebietes von dem sog. „Kraftwechsel“ oder der „physikalischen Physiologie“ auf dem richtigen Wege zu sein. Auch hoffen wir durch unsere Darstellung die zahllosen Lücken zu zeigen, die bisher noch bestehen, und zu einer Ausfüllung derselben aufzumuntern. In der Tat sind noch viele Fragen ungelöst oder sogar ungestellt; weite Gebiete sind nur deskriptiv behandelt. Auch wir werden mit einer im wesentlichen deskriptiven Arbeit beginnen, wenn wir uns zunächst einmal mit den Erscheinungen des Wachstums bekannt machen (Vorl. 20—23). Wir werden aber dann die äußeren (Vorl. 24, 25) und die inneren Ursachen des Wachstums (Vorl. 26) zu ergründen suchen und daran Erörterungen über den Entwicklungsgang (27, 28), die Fortpflanzung, Vererbung (29), Variation und Artbildung (30) knüpfen.

Ehe wir nun damit beginnen, wollen wir aber noch prüfen, ob es berechtigt ist, diesen Abschnitt der „Form“ der Pflanze zu widmen und damit die „Form“ in einen gewissen Gegensatz zu den bisher behandelten „Stoffen“ der Pflanze zu stellen. Wenn man die Einleitung der berühmten Abhandlung „über Stoff und Form“ von J. SACHS (1880) liest, wird man unser Vorgehen etwas bedenklich finden. SACHS sagt nämlich, „die pflanzliche Morphologie leide vielfach an dem Uebel-
., daß sie die Formen der Pflanzen ohne jede Rücksicht auf
terielle Beschaffenheit betrachte“. „Eine Berücksichtigung der

materiellen Beschaffenheit der Organe“ ist aber unbedingt notwendig, „denn nur in dieser können die Ursachen ihrer Formen gesucht werden“. „Wie die Form eines Wassertropfens oder eines Kristalls der notwendige Ausdruck von Kräften ist, welche die betreffende Materie unter dem Einfluß ihrer Umgebung beherrschen, so kann auch die organische Form nur der äußerliche Ausdruck von stoffbewegenden Kräften sein, die sich in der Pflanzensubstanz geltend machen.“

So verdienstvoll gerade die Bemühungen waren, die SACHS in dieser Abhandlung aufgewendet hat, um einer „kausalen Morphologie“ zum Durchbruch zu verhelfen, so können wir die in den zitierten Sätzen ausgesprochenen Anschauungen doch nicht vollkommen teilen. Wir können nicht finden, daß es SACHS oder irgend einem anderen Forscher gelungen sei, die Form eines Organes auf seine materielle Beschaffenheit zurückzuführen, und wenn wir die Verhältnisse der unbelebten Natur ins Auge fassen, so müssen wir sagen, es ist wenig wahrscheinlich, daß etwas Derartiges in Zukunft gelingen dürfte. Für zahlreiche chemische Verbindungen sind ja bestimmte Formen, Kristallformen, charakteristisch; vielfach dienen diese Formen auch zur Unterscheidung verschiedener Körper. Daneben kann aber doch auch dieselbe Form aus differentem Material aufgebaut sein. Es ist darum im höchsten Grade gewagt, die Blattform z. B. auf einen besonderen, noch unbekannnten Stoff zurückführen zu wollen, noch gewagter, die Formen verschiedener Blätter aus Differenzen bestimmter Stoffe herleiten zu wollen. Aber selbst wenn das einmal möglich sein sollte, so müßten wir doch, so gut wie es in der Mineralogie geschieht, der Form der Pflanze eine besondere Betrachtung zugestehen; denn wenn auch nachgewiesen wäre, daß eine bestimmte Form die Folge einer bestimmten stofflichen Beschaffenheit sei, so wüßten wir doch nicht, warum sie das ist, so wenig uns bekannt ist, warum Kalkoxalat mit 3 Mol. Wasser tetragonal, mit 1 Mol. Wasser monosymmetrisch kristallisiert. Heutigen Tages also, wo eine Ableitung der Form aus der chemischen Beschaffenheit noch ganz unmöglich ist, erscheint uns der Abschnitt „Formwechsel“ erst recht notwendig.

Es wäre verlockend gewesen, bei der Behandlung des pflanzlichen Formwechsels auch die entsprechenden Studien aus dem Gebiete der Zoologie („Entwicklungsmechanik“) mit zu berücksichtigen. Der Versuch mußte aber bald aufgegeben werden, denn trotz der Uebereinstimmung der Grundfragen ergaben sich doch in den Einzelheiten zu wenig Berührungspunkte, da eben die Art der Entwicklung des typischen Tieres von der einer typischen Pflanze doch stark abweicht. Wir wollen aber nicht versäumen, auf eine kurze zusammenfassende Darstellung der zoologischen Ergebnisse aus der Feder von DRIESCH (1906) zu verweisen.

Die einfachst organisierten Pflanzen sind einzelne Zellen; in den kompliziertesten weist uns das Mikroskop wiederum Zellen und deren Derivate als die Bausteine nach, aus welchen der ganze Körper sich zusammensetzt. Somit hat die Zelle eine generelle Bedeutung bei den Pflanzen (wie auch bei den Tieren), und man kann sie als den Elementarorganismus bezeichnen. Wenn wir also Wachstum und Gestaltung der Pflanze untersuchen wollen, so werden wir ganz

naturgemäß mit der Zelle unsere Betrachtungen beginnen. Wir setzen dabei voraus, daß alle für die pflanzliche Entwicklung notwendigen Bedingungen erfüllt, und daß die maßgebenden äußeren Faktoren in konstanter Größe gegeben seien.

Was haben wir nun Wachstum, was Gestaltung zu nennen? Die wachsende Zelle vergrößert sich; das fällt einmal zunächst in die Augen. Aber nicht jede Vergrößerung beruht auf Wachstum. Legt man z. B. einen Samen in Wasser, so sieht man ihn bald in lebhafter Größenzunahme, die von der Vergrößerung seiner einzelnen Zellen herrührt. Sie beruht aber lediglich auf der Einlagerung von Wasser in die organische Substanz, also auf einem Prozesse, den wir als Quellung bezeichnet haben. Legen wir den gequollenen Samen an die Luft, so gibt er durch Verdunstung das eingesogene Wasser wieder ab und kehrt auf die ursprüngliche Größe zurück. — Bringen wir eine Algenzelle, die in Rohrzucker plasmolysiert wurde (Vorl. 2), in Wasser, so vergrößert auch sie sich durch Wasseraufnahme. Die Art und Weise der Wasseraufnahme unterscheidet aber diesen Prozeß von der Quellung. Das Wasser wird ganz überwiegend in die Vakuole aufgenommen, nicht wie bei der Quellung zwischen die Teilchen der Wand und des Protoplasmas. Gemeinsam aber ist dieser Größenzunahme durch Turgor und Quellung der Umstand, daß sie reparable Veränderungen vorstellen, während wir von einem Wachstum nur dann reden, wenn die Vergrößerung eine dauernde ist. Dabei pflegt meistens mit der „Vergrößerung" eine Volumzunahme Hand in Hand zu gehen, doch gibt es auch Fälle, in denen mit der Zunahme des einen Durchmessers die Abnahme eines anderen verknüpft ist. Im letzteren Fall kann die Verlängerung auch ohne Volumänderung vor sich gehen; trotzdem sprechen wir, wenn es sich um eine bleibende Aenderung handelt, auch dann von Wachstum.

Von „Gestaltung" könnte man schon insofern reden, als eben der Organismus Zellen bildet, als die Zelle eine spezifische Gestalt der Lebewesen ist. Bei dieser Fassung des Begriffes „Gestaltung" wäre dieselbe aber kein Vorwurf für die Wissenschaft. Die Ursachen der Zellbildung können wir ja nicht ermitteln, weil wir nichtzelluläre Organismen[1]) nie gesehen haben; nur aus theoretischen Gründen setzen wir deren frühere (oder auch jetzige) Existenz voraus und betrachten sie als einfachere Vorläufer der Zelle. — Wenn wir aber bei „Gestaltung" an Gestaltsveränderung denken, dann bekommen wir einen Begriff, mit dem sich weiter operieren läßt. Eine Gestaltsveränderung kann sowohl bei der Quellung wie bei osmotischer Vergrößerung und schließlich auch beim Wachstum eintreten. Alle diese Prozesse können aber auch ohne eine Gestaltsveränderung vor sich gehen; denn wenn der Körper einfach größer geworden ist, dabei aber seine Proportionen nicht geändert hat, so wollen wir das nicht als Gestaltsveränderung bezeichnen.

Die wichtigsten Bestandteile der Zelle und ihre Anordnung haben wir schon bei anderer Gelegenheit (Vorl. 1) kennen gelernt. Von ihnen interessieren uns jetzt nur zwei, das Protoplasma und die Zellhaut, und wir werden deren Wachstum und Gestaltung getrennt zu behandeln versuchen. Wir beginnen mit dem Protoplasma, das ja

1) Nichtzelluläre Organismen wären solche, denen die wesentlichen Teile der Zelle, Protoplasma und Kern, fehlen; in anderem Sinne wird das Wort „nichtzellulär" von SACHS (Vorlesungen) gebraucht.

die lebende Substanz katexochen ist und dementsprechend bei weitem die größte Wichtigkeit in unserer Frage beansprucht. Aber leider sind unsere Kenntnisse über das Wachstum des Protoplasmas ganz außerordentlich dürftige, sie beschränken sich eigentlich auf die einfache Konstatierung der Tatsache des Wachstums. Wir können bei manchen Zellen direkt unter dem Mikroskop beobachten, daß das Protoplasma sich vermehrt, so daß es unter Umständen schon nach 20 bis 30 Minuten in verdoppelter Menge da ist. Aber wie das Protoplasma aus den Nährstoffen gebildet wird, das wissen wir nicht. Wir können nur sagen, daß es sich hier um einen Assimilationsprozeß handelt, genauer gesagt, um den Assimilationsprozeß (vgl. Driesch 1901). Denn was wir bisher als „Assimilation" bezeichnet haben, das waren relativ einfache Synthesen organischer Substanzen: das Chlorophyllkorn erzeugt z. B. Kohlehydrate; die Kohlehydrate aber sind ihrem Erzeuger nicht viel ähnlicher, als es die Kohlensäure war; denn es fehlt ihnen vor allem eine Eigenschaft des Chloroplasten: das Leben. Von Assimilation im eigentlichen Sinne des Wortes kann man aber nur dann reden, wenn der Stoff in den lebenden Zustand übergeführt wird, und das ist es eben gerade, was beim Wachstum des Protoplasmas eintritt: es wird neues Protoplasma gebildet. Mehr als irgend ein anderer Vorgang ist deshalb das Wachsen des Protoplasmas für den Organismus charakteristisch. Wenn ein Kristall wächst, dann findet sich seine Substanz schon gelöst in der Mutterlauge; das Protoplasma dagegen bildet sich selbst aus anderen Stoffen, aber freilich stets nur im Anschluß an schon vorhandenes Protoplasma. Uebrigens sind wir zurzeit nicht einmal annähernd imstande, diesen Prozeß zu verfolgen, da wir ja nicht genau wissen, was eigentlich das Protoplasma ist.

Das neugebildete Protoplasma muß nun auf irgend eine Weise mit dem schon vorhandenen verbunden werden. Es kann sich, kurz gesagt, an dasselbe anlagern oder zwischen dessen Teilen einlagern. Aber auch die Frage: „wo wächst das Protoplasma?" können wir noch absolut nicht beantworten, sie führt uns sofort auf ein anderes noch nicht definitiv gelöstes Problem, auf die Frage nach dem feineren Bau des Protoplasmas. Je nach der Stellung, die man da zu den verschiedenen „Theorien" nimmt, wird man sich auch über das Wachstum des Protoplasmas verschiedene Vorstellungen bilden können. Wir haben keine Veranlassung, den Erörterungen, die das Problem schon häufig gefunden hat, zu folgen, denn keine von ihnen hat sich allgemeiner Anerkennung zu erfreuen: auch vermag uns keine einen tieferen Einblick in das Wesen des Protoplasmas zu geben. Und was vom Protoplasma im ganzen gilt, das gilt auch von seinen Organen, dem Zellkern, den Chromatophoren: wir sehen, daß sie wachsen, wir wissen aber nicht, wo und wie sie wachsen.

Von der Besprechung der Gestaltung des Protoplasmas können wir hier absehen, denn meistens hat es gar keine bestimmte Gestalt. Es ist eine zähe Flüssigkeit, deren äußere Form in den Fällen, die uns hier interessieren, durch die Zellwand bedingt ist.

Viel besser als über das Protoplasmawachstum, aber auch noch unvollständig, sind wir über das Wachstum der Zellmembran orientiert. Der prinzipielle Unterschied zwischen Protoplasma und Zellmembran kann nicht deutlicher ausgedrückt werden, als wenn wir sagen: eine Neubildung von Protoplasma findet nur im Anschluß an

schon vorhandenes Protoplasma statt, dagegen kann sich eine Zellwand auch da bilden, wo zuvor keine war; die Bildung der Zellwand hängt vom Vorhandensein von Protoplasma, aber nicht von dem einer anderen Zellwand ab; das Protoplasma erzeugt sich selbst, die Zellwand wird vom Protoplasma erzeugt. Diese Abhängigkeit der Zellwand vom Protoplasma tritt uns schon bei ihrer ersten Anlage vor Augen und mit dieser ersten Wandbildung wollen wir zunächst beginnen (Strasburger 1898). Bei vielen Algen und Pilzen kommt eine sog. Schwärmsporenbildung vor. Dabei zieht sich im einfachsten Fall (Fig. 53) der gesamte Inhalt der Zelle von der Membran zurück, tritt schließlich durch einen Riß der Wand in das umgebende Wasser und bewegt sich dort als unbehüllte, nackte „Schwärmspore". Nach einiger Zeit hört die Bewegung auf, die Schwärmspore setzt sich fest und erhält eine neue Zellmembran. Diese wird auf der Außenseite der Plasmahautschicht a u s g e s c h i e d e n. Die Entstehung durch A u s s c h e i d u n g scheint außerordentlich häufig vorzukommen, und nur in seltenen Fällen hat man konstatiert, daß die Membran durch U m b i l d u n g von Protoplasma entsteht, daß z. B. ganze Plasmastränge in Zellhaut verwandelt werden. Es müßten bei diesem Prozeß, wenn wirklich die so entstehenden Zellhäute die gleiche Beschaffenheit haben wie die durch Ausscheidung gebildeten, Kohlehydrate aus dem Protoplasma abgespalten werden, stickstoffhaltige Reste sich zurückziehen. Es könnten aber auch diese Zellwandmassen, die gewissermaßen durch Erstarrung des Plasmas zustande kommen, eine kompliziertere chemische Zusammensetzung haben. Das ist nach Correns (1898) in der Tat der Fall.



Fig. 53. Oedogonium. *A* Zwei Zellen, deren Inhalt zu Schwärmsporen umgewandelt ist. *B* freie Schwärmspore, vergr. 350. Nach Pringsheim aus „Bonner Lehrbuch".

Auch künstlich kann man eine Neubildung von Zellhaut herbeiführen. So entsteht z. B. auf der Oberfläche des Protoplasten in plasmolysierten Zellen unter geeigneten Umständen eine neue Haut; ebenso können sich durch mechanische Mittel isolierte Plasmateile häufig (z. B. bei den Siphoneen) mit Membran umgeben.

Die Mehrzahl der Zellhäute hat nun, unabhängig von ihrer Entstehung, die F ä h i g k e i t, z u w a c h s e n; sie vergrößern sich sowohl in der Fläche wie in der Dicke, man spricht also von einem Flächenwachstum und einem Dickenwachstum der Zellwand. Anfangs pflegt das Flächenwachstum, später das Dickenwachstum zu überwiegen, und oft dauert das letztere noch lange fort, wenn das erstere beendet ist. Obwohl demnach diese beiden Wachstumsprozesse zeitlich zum Teil zusammenfallen und ineinander greifen, so wollen wir sie doch einer möglichst getrennten Behandlung unterwerfen. Wir beginnen mit dem Flächenwachstum, das uns auch von dem Gesichtspunkte der „Gestaltung" aus interessiert, denn d i e G e s t a l t d e r f e r t i g e n Z e l l e i s t b e d i n g t d u r c h d i e A r t d e s F l ä c h e n w a c h s t u m s i h r e r M e m b r a n. Gestalts[illegible]gen der Zellen, die nur durch Turgor bedingt sind, also rü[illegible]acht werden können, haben

wir schon kennen gelernt (Spaltöffnungen; S. 49), und wir kommen an anderer Stelle auf sie zurück.

Suchen wir also zunächst Einblick in die verschiedenen Arten des Flächenwachstums zu gewinnen! Nur wenige Zellen sind bekannt, bei denen das Flächenwachstum ein allseitig gleichmäßiges ist, bei denen also eine Vergrößerung ohne Aenderung der Form stattfindet, so viele Pollenkörner und Sporen von ungefähr tetraedrischer Gestalt (vgl. Fig. 59, S. 309), so die zylindrischen Zellen von Hydrodictyon. Gewöhnlich dagegen wachsen nur einzelne Teile der Zellhaut in die Fläche, und sie können in verschiedener Weise an die nichtwachsenden angelagert oder zwischen ihnen eingestreut sein. Ein solches lokalisiertes Flächenwachstum muß sich schon bei halbkugligen Zellen finden, die durch Halbierung einer kugligen Zelle entstanden sind, und die später wieder kuglig werden. Das ist nur möglich, wenn die ebene Wandstelle durch Flächenwachstum zur Halbkugel wird (Pleurococcus). Auch bei vielen zylindrischen Zellen, z. B. denen der Konjugaten, ist das Flächenwachstum lokalisiert, nur die zylindrischen Wände verlängern sich, die scheibenförmigen Querwände behalten ihre Dimensionen bei; es nimmt also beim Wachstum nur die Länge, nicht aber die Dicke der Zelle zu. Ist in den beiden angeführten Beispielen noch immer ein großes Stück der Zellwand in Flächenwachstum begriffen, so sind andrerseits doch auch Fälle genug bekannt, in denen nur ein verschwindend kleiner Teil der Haut wächst, und dieser kann entweder am einen Ende der Zelle oder irgendwo sonst sich befinden. Im ersteren Falle spricht man von Spitzenwachstum, und da wird der Zuwachs einseitig den ausgewachsenen Membranteilen zugefügt, den anderen Fall nennt man Interkalarwachstum, und bei diesem erfolgt Einschiebung neuer Membranstücke zwischen zwei ausgewachsenen Zonen. Beispiele für Spitzenwachstum finden sich bei Wurzelhaaren, Pollenschläuchen, Pilzen etc. (HABERLANDT 1889, REINHARDT 1892). Nach REINHARDT ist dabei das Wachstum auf die eigentliche Kuppe der Zelle und ein kleines anstoßendes Stück ihres zylinderförmigen Teiles beschränkt; die Wachstumsintensität nimmt von der äußeren Spitze an allmählich ab. In der beistehenden Figur 54 sind zwei Stadien einer solchen Membran aufgezeichnet, und

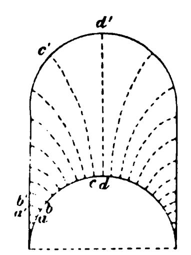


Fig. 54. Schema des Spitzenwachstums einer Pilzhyphe (nach REINHARDT (1892).

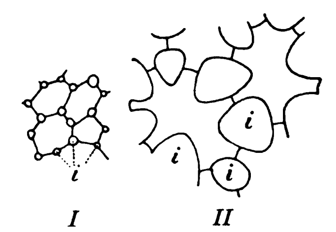


Fig. 55. Sternförmige Parenchymzellen von Thalia dealbata. *I* in jungem Zustand. *II* in älterem Zustand. Nach ZIMMERMANN (1893).

bestimmte Punkte in beiden in gleicher Weise bezeichnet; man sieht so, wie außerordentlich stark das Flächenstück *c d* beim Uebergang

zu $c' d'$ gewachsen ist und wie gering die Differenz zwischen $a\ b$ und $a'\ b'$ ist. — Das beste Beispiel für interkalares Wachstum findet sich bei Oedogonium, wo das interkalierte Stück sich von den älteren Teilen auf das deutlichste abhebt. Der Fall wird später noch eingehender besprochen werden, einstweilen sei auf Fig. 56 verwiesen.

Einen anderen Fall von Interkalarwachstum illustriert die Fig. 55; sie stellt zwei verschiedene Stadien von sternförmigen Parenchymzellen vor. Die ursprünglich lückenlose Wand zwischen zwei Zellen weicht an mehreren Stellen auseinander, und es treten Interzellularen *i i* auf; man beachte nun, wie die Zellwand beim weiteren Wachstum fast nur an den Interzellularen sich vergrößert, während die Stellen, die je zwei Zellen gemeinsam sind, in Fig. 55 *II* nicht wesentlich größer sind, als in Fig. 55 *I*.

Das Wachstum der Zelle ist vielfach verglichen worden mit den Formänderungen, die man an sog. „künstlichen" Zellen beobachten kann. Eine solche künstliche Zelle (Traube 1867) kann man leicht erhalten, wenn man etwas Leim, dem Zucker zugesetzt ist, am Ende eines Glasstabes eintrocknen läßt und dann den Stab in schwache Tanninlösung eintaucht. Es entsteht an der Oberfläche des Leimtropfens sofort eine Niederschlagsmembran, deren Eigenschaften uns schon bekannt sind (Vorl. 2). Sie ist für Wasser sehr gut permeabel, aber ganz impermeabel für das Tannin und für den Leim. Unter den angegebenen Umständen entwickelt sich nun innerhalb dieser Membran ein osmotischer Druck, und dieser dehnt die Membran. Entweder ermöglicht nun schon das einfache Auseinanderrücken der kleinsten Membranteilchen bei der Dehnung das Eindringen der Leimlösung in die Membran, oder es treten erst feine Risse auf, und diese lassen die Leimlösung vordringen; sowie sie aber dann in Berührung mit dem Tannin kommt, entsteht ein Niederschlag von gerbsaurem Leim. Da die Neubildungen offenbar in ganz regelmäßiger Weise zwischen die alten Teile eingelagert werden, so wird die künstliche Zelle eine Kugel, die ziemlich beträchtliche Dimensionen annehmen kann.

Hat nun das Wachstum der Zellwand eine gewisse Aehnlichkeit mit dem der künstlichen Zelle? Diese Frage ist nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen. In der lebenden Zelle vollzieht sich das Flächenwachstum nur bei Gegenwart von Protoplasma und Kern; im allgemeinen wachsen nur solche Membranen, denen Protoplasma von innen her dicht angelagert ist. Diese Anlagerung wird unter dem Einfluß des osmotischen Druckes eine besonders feste. Zugleich wird durch diesen Druck die Zellmembran gedehnt. Freilich, daß die Membranbildung bei der lebenden Zelle, nicht wie bei der künstlichen, die Ausfällung eines unlöslichen Reaktionsproduktes zwischen zwei Flüssigkeiten ist, das ist selbstverständlich. Aber es könnte doch der osmotische Druck eine mechanische Rolle beim Flächenwachstum spielen. Das hat man in der Tat vielfach angenommen, und man hat mit dieser Annahme das Flächenwachstum in zweifacher Weise zu erklären versucht. Nach der einen Anschauung wird durch den osmotischen Druck die Zellmembran einfach mechanisch gedehnt, und sie folgt diesem Druck weit über die ursprüngliche Elastizitätsgrenze („plastisches Wachstum"). In dem Maße, als sie an Fläche zunimmt, muß sie an Dicke abneh[illegible] wenn in der Natur eine derartige Abnahme der Dicke mei[illegible] zur Beobachtung kommt, so liegt

das nur daran, daß neben der Flächendehnung eine Auflagerung neuer Schichten, ein Dickenwachstum von innen her stattfindet. Genauer betrachtet, leugnet also diese Auffassung das eigentliche Flächenwachstum überhaupt und kennt nur Anlagerung von Membran und passive Dehnung. In schroffem Gegensatz dazu steht die andere Anschauung, nach der das Flächenwachstum durch Einlagerung neuer Wandsubstanz zwischen schon vorhandene Teile zustande kommt; der osmotische Druck könnte etwa dadurch, daß er die kleinsten Teile der Membran etwas voneinander entfernt, mechanisch die Einlagerung der neuen Partikel begünstigen.

Unter den Schlagworten „Apposition“ und „Intussuszeption“ haben sich diese beiden Theorien lange Zeit bekämpft, und erst in neuerer Zeit hat sich die Ueberzeugung Bahn gebrochen, daß zweifellos beide Prozesse in der Natur vorkommen. Wir wollen das an einigen Beispielen näher erläutern.

Die Zellen von Oedogonium sind zylindrisch. Ihre Teilung wird durch die Ausbildung einer nach innen vorragenden ringförmigen Verdickung nahe dem einen Ende der Zelle eingeleitet. Der Ring besteht aus einer zentralen „Schleimschicht“, auf die eine Zelluloseschicht aufgelagert ist (Fig. 56 *II*). Nach Kraskovits (1905) entsteht die Schleimschicht durch Verquellen der Innenschichten der alten Zellhaut, die somit lokal dünner und dadurch für ihr späteres Aufreißen präpariert wird; die Zelluloseschicht ist eine im ganzen Umfang der Zelle neu angelagerte Lamelle, die im allgemeinen sehr dünn ist, am Ring aber eine ansehnliche Dicke besitzt (Fig. 56 *I*). Durch Aufquellen der Schleimschicht wird dann die alte Zellwand mit kreisförmigem Riß geöffnet, und die ganze Zelle verlängert sich jetzt beträchtlich. Dabei wird die Substanz des Ringes zu einem zylindrischen Verbindungsstück zwischen den alten Teilen der Zellwand ausgezogen und zwar in der Art, daß seine Schleimschicht zur Außenseite, seine Zelluloseschicht zur Innenseite der interkalierten Membran wird. Da mit der Verlängerung dieses eingeschobenen Zylinders (Fig. 56 *III, IV*) eine deutliche Abnahme seiner Wanddicke einhergeht, so macht der ganze Vorgang den Eindruck, als ob es sich um eine rein passive, vom osmotischen Druck bewirkte Dehnung handle. Deshalb hat man wohl gerade Oedogonium als ein Beispiel für „plastisches Wachstum“ betrachtet. Bei genauerer Ueberlegung des Falles sieht man aber leicht, daß die Sache nicht ganz so einfach ist. Denn die neue Membran wird nur in der Längsrichtung gedehnt; der Querdurchmesser der Zelle bleibt unverändert oder er verkleinert sich gar. Ein solches Verhalten paßt aber schlecht zu rein plastischer Dehnung.

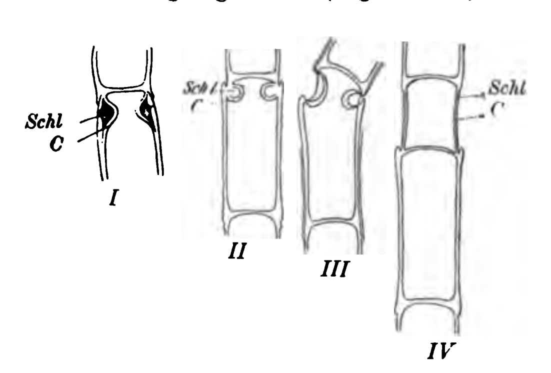


Fig. 56. Zellteilung bei Oedogonium. *I* Oe. crispum nach Kraskovits. *II—IV* Oe. Borisianum nach Hirn. *Schl* Schleimschicht, *C* Zelluloseschicht der Ringleiste.

Auch bei anderen Algen hat BERTHOLD Interkalarwachstum beobachtet, das in mancher Hinsicht an das von Oedogonium erinnert, so z. B. bei einer Conferve. Den Zellenbau dieser Alge veranschaulicht die Fig. 57 in schematischer Weise. Jede Zelle besteht aus zwei im Längsschnitt ⌶-förmigen Stücken, die nach der Zellmitte zu sich verdünnen und mit den dünnen Rändern übereinandergreifen. Vom Protoplasma wird nun eine Schicht angelagert, die in der Mitte der Zelle am dicksten ist und sich gegen die Enden zu auskeilt. Die durch Vereinigung der zwei Komponenten gebildete Außenwand der Zelle wird dadurch überall gleich dick. Wenn nun die Zelle wächst, so weichen die übergreifenden Ränder der Außenmembran auseinander, und die Innenmembran tritt jetzt mehr und mehr an die Oberfläche des Zellfadens. Nach Ausbildung einer Querwand ist dann schließlich diese Innenwand zum ⌶-förmigen Körper geworden und in jeder Tochterzelle findet die Neubildung einer Innenwand statt. Aehnliche Beobachtungen an anderen Algen sind von vielen Forschern mitgeteilt worden (Vgl. BERTHOLD 1886 und KNUT BOHLIN 1897.) Der Unterschied gegenüber Oedogonium liegt darin, daß die angelagerte Schicht hier nicht so plötzlich wächst und dadurch der Eindruck einer rein mechanischen Dehnung vermieden wird.

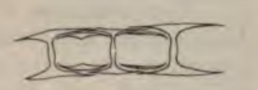


Fig. 57. Microspora amoena. Membranbau nach KNUT BOHLIN (1897, Taf. I, Fig. 18). Vergr. 300.

Aber nicht nur beim Interkalarwachstum, sondern auch beim Spitzenwachstum hat man im Prinzip ähnliche Dinge festgestellt. So beobachteten SCHMITZ (1880) und STRASBURGER (1882) am Sproßscheitel der Floridee Bornetia secundiflora den eigenartigen Schichtenverlauf, der in Fig. 58 dargestellt ist. An der wachsenden Spitze werden hier Lamellen von geringer Dicke angelagert, diese wachsen dann in die Fläche und zersprengen ältere solche Lamellen, die sich dementsprechend in einiger Entfernung von der Spitze auskeilen. Es gelang dann NOLL (1887) bei Derbesia, Caulerpa und anderen Meeresalgen, die Zellwände durch Einlagerung von Berlinerblau zu färben und sie so von dem hinzukommenden Zuwachs zu unterscheiden. Bei diesen Versuchen konnte mit Sicherheit festgestellt werden, daß an der wachsenden Spitze Anlagerung neuer Lamellen, sodann Flächenwachstum dieser unter Zersprengung älterer Lamellen stattfindet. An diese Studien NOLLS schließen sich Beobachtungen von ZACHARIAS (1891) und REINHARDT (1899) an. ZACHARIAS zeigte für Wurzelhaare von Chara, REINHARDT für solche bei höheren Pflanzen, daß durch einen künstlich hervorgerufenen Wachstumsstillstand die Anlagerung einer distinkten Verdickungsschicht an der Spitze herbeigeführt werden kann; mit dem Wiederbeginn des Wachstums werden dann die alten wachstun[illegible] Membranteile durch die wachstumsfähigen jüngeren ge[illegible] [illegible]e Autoren nehmen an, daß in NOLLS Versuchen d[illegible] [illegible]ng von Berlinerblau eine Störung und Wachstu[illegible] [illegible]nbran



Fig. 58. Bornetia secundiflora. Kappenförmige Schichtungen in der Zellwand. Vergr. 75. Nach STRASBURGER (1882, Taf. 4, Fig. 55).

stattgefunden habe, und daß erst daraufhin die Sprengung erfolgt sei; bei ungestörtem Wachstum würden NOLLS Objekte so wenig wie die übrigen etwas von Schichtenbildung erkennen lassen. Umgekehrt vermutet NOLL, daß auf Schnitten auch an den normal wachsenden Objekten von ZACHARIAS und REINHARDT solche Strukturen nachweisbar sein müßten.

Angenommen, das Spitzenwachstum vollziehe sich allgemein unter Anlagerung von Lamellen, Wachstum dieser und Sprengung älterer Lamellen, so wäre damit zweifellos erwiesen, daß die einzelnen Lamellen zur Zeit, wo sie zerrissen werden, kein Flächenwachstum mehr aufweisen, oder wenigstens nicht mit der gleichen Intensität wachsen, wie junge Lamellen. Die alten Lamellen werden also zweifellos passiv gedehnt; ob aber auch das Wachstum der jungen Lamellen passiv ist, läßt sich aus dem Versuch durchaus nicht entnehmen. Sollte es sich jedoch in diesem und in ähnlichen Fällen wirklich um passive Dehnung auch der jugendlichen Membran handeln, so wird man natürlich in dem osmotischen Druck das wirksame Agens erblicken dürfen. Da ist es nun aber von großem Interesse, festzustellen, daß dieser Druck für sich allein niemals ausreichen kann, um die Membran plastisch zu dehnen, denn es ist erwiesen, daß selbst ein wesentlich höherer Druck noch nicht imstande ist, die Zellmembran über ihre Elastizitätsgrenze hinaus zu verlängern (PFEFFER 1892, 241). Auch finden wir in der lebenstätigen Zelle nie Membranen, die über ihre Elastizitätsgrenze hinaus gespannt sind (vgl. aber LEPESCHKIN 1907). Man kann aber mit NOLL (1895) annehmen, daß plastische Dehnung auch ohne Ueberschreitung der Elastizitätsgrenze möglich ist. Es sei daran erinnert, daß ein gespannter hölzerner Bogen sich allmählich entspannt, was wohl nur durch innere Umlagerungen möglich ist; in diesem entspannten Zustand ist aber der Bogen durch erneute Biegung jeden Augenblick wieder elastisch spannbar. So könnte auch in der durch die Turgorkraft gespannten Zellwand eine Entspannung, d. h. eben eine plastische Dehnung, zustande kommen, ohne daß deshalb die Zellmembran unelastisch geworden sein müßte. Es wird vielfach angenommen, daß das Protoplasma die elastischen Eigenschaften der Membran beeinflußt, doch fehlt es noch gänzlich an Anhaltspunkten, in welcher Weise das geschieht.

Die Möglichkeit, daß die jungen Lamellen aktiv, d. h. durch Intussuszeption wachsen, ist aber jedenfalls durch solche Beobachtungen nicht widerlegt. Für das Stattfinden von Intussuszeption sind andrerseits eine ganze Reihe wichtiger Belege von ASKENASY (1890) und STRASBURGER (1889) beigebracht worden. Wir können sie nicht alle hier anführen und wollen nur noch einen ganz besonders eklatanten Fall erwähnen, auf den neuerdings FITTING (1900) aufmerksam gemacht hat. An der jugendlichen Spore von Selaginella finden sich zwei, auch durch ihre chemische Beschaffenheit differente Membranen, das Exospor und das Mesospor (Fig. 59 *ex* und *mes*); sie sind durch eine sehr substanzarme Flüssigkeit voneinander geschieden. Während nun die Spore an Größe bedeutend zunimmt (Fig. 5[illegible] *I*—*III*), bleiben diese Lamellen erhalten und erfahren gleichzeitig [illegible] ihrem erheblichen Flächenwachstum auch eine Verdickung. B[illegible] einer gewöhnlichen Zellwand könnte allenfalls die innerste Lam[illegible] ein Flächenwachstum durch plastische Dehnung und gleichzeitige [illegible] lagerung neuer Schichten vom Protoplasma aus erfahren; die äuße[illegible]

Lamellen aber müßten bei plastischer Dehnung d ü n n e r werden. Bei Selaginella aber ist selbst für die i n n e r e Lamelle jede Möglichkeit einer A n l a g e r u n g ausgeschlossen, da hier das Protoplasma im Innern des Mesospors (Fig. *II*) zu einer Kugel k o n t r a h i e r t ist und höchstens an e i n e m Punkte der Membran anliegt. Zwischen Protoplasma und Mesospor findet sich eine Flüssigkeit, aus der bei Alkoholzusatz Gerinnsel ausfallen (*III ger*). Die wachsende Membran grenzt also nach b e i d e n Seiten an Flüssigkeit, aus der ihr offenbar die nötigen Nährstoffe zukommen, und so wächst sie, o h n e d u r c h o s m o t i s c h e n D r u c k g e d e h n t zu sein, in die Fläche.

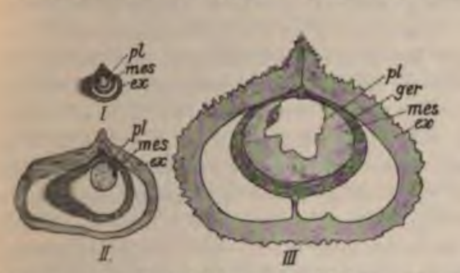


Fig. 59. Entwicklung der Makrospore von Selaginella helvetica nach FITTING, (1900, Taf. II, Fig. 10, 11, 12). *I—III* successive Entwicklungsstadien bei gleicher Vergrößerung (180) gezeichnet. *ex* Exospor, *mes* Mesospor, *pl* Protoplasma, *ger* Gerinsel zwischen Protoplasma und Mesospor.

Da auch bei Pollenkörnern (BEER 1906; Oenothera) Wachstumsvorgänge aufgefunden worden sind, die denen von Isoetes völlig entsprechen (vgl. auch STRASBURGER 1907), so handelt es sich offenbar um Erscheinungen, die bei der Entstehung von Fortpflanzungszellen weit verbreitet sind. Vegetative Zellen aber verhalten sich ganz anders. Bei ihnen wächst die Membran n u r s o l a n g e in die Fläche, als sie mit Protoplasma in Berührung steht, und das Protoplasma pflegt, wenn es etwa durch Plasmolyse von der Membran getrennt ist, an seiner Oberfläche eine neue Membran auszuscheiden. Warum bei der Sporogenese von Selaginella und (Isoetes) Abweichungen von diesem sehr allgemeinen Verhalten stattfinden, ist noch nicht aufgeklärt, doch ist an den Angaben FITTINGS nicht zu zweifeln. Weniger extrem ist das Verhalten der Sporenhäute in Beziehung auf den osmotischen Druck, denn es ist auch anderwärts beobachtet worden, daß ein verstärktes Flächenwachstum ohne Zunahme des Turgors stattfinden kann, und daß trotz Abnahme des Turgors das Wachstum weitergeht. So hat PFEFFER (1893) gezeigt, daß das Wachstum der Membranen von Wurzelzellen fortdauert, wenn nach Herstellung einer geeigneten Widerlage der osmotische Druck mehr und mehr von dieser getragen wird, die Zellhaut also schließlich ganz oder fast ganz entspannt ist. In PFEFFERS Versuchen wurde diese Entspannung durch einen Gipsverband hergestellt, KOLKWITZ (1896) aber zeigte, daß ähnliche Verhältnisse auch in der Natur vorkommen können; die Zellen des Markes von Helianthus z. B. führen erst, nachdem sie durch die ausgewachsenen Gefäßbündel entspannt sind, ihr Flächenwachstum zu Ende.

Solche Erfahrungen machen es wahrscheinlich, daß auch in anderen Fällen die Rolle des Turgors nicht eine einfach mechanische ist. Für eine p l a s t i s c h e D e h n u n g ist ja freilich eine dehnende Kraft nötig, und diese kann nichts anderes sein, als die Turgorkraft; beim Intussuszeptionswachstum aber ist eine solche Turgordehnung ganz unnötig. Sie ist auch quantitativ geringfügig gegenüber den Molekular- ... B. beim Auskristallisieren eines Stoffes wirksam sind.

imstande sein könnte, aus bestimmten, noch unbekannten, vom Plasma gelieferten Stoffen selbsttätig neue Wandstoffe zu bilden.

Doch schon zu lange sind wir bei dem Wachstum der Zellhaut verweilt, obwohl wir viele einschlägige Fragen nicht einmal berührt haben. Nur noch einen Punkt wollen wir flüchtig behandeln, nämlich das Aufhören des Wachtums. Beschränken wir uns auf das Flächenwachstum, so können wir Zellen, die ohne äußere Störung theoretisch ewig weiterwachsen, von solchen, die nach einer bestimmten Zeit „ausgewachsen" sind, unterscheiden (vgl. S. 318). Die Frage, womit dieser Endzustand zusammenhängt, ist sehr verschieden beantwortet worden. Man wies z. B. auf die große Dicke, auf die abweichende chemische Beschaffenheit der ausgewachsenen Membran hin, man suchte rein mechanisch deren Wachstumsunfähigkeit zu erklären. Tatsächlich kann aber z. B. bei Anlage von Seitenzweigen oder nach Verwundungen auch eine „ausgewachsene" Wand von neuem in Wachstum übergehen, und wir sehen oft sehr derbwandige Zellen noch wachsen (KRABBE 1887), andrerseits dünnwandige wachstumsunfähig bleiben. Es muß also vom Protoplasma her die Direktion zum Wachsen und zum Nichtwachsen ausgehen; die Wachstumsprozesse werden vom lebenden Organismus reguliert. Solche Regulationen treten uns überall entgegen, wo wir Wachstum und Gestaltung der Pflanze etwas näher ansehen. Ob dabei bestimmte Organe der Zelle, vor allem der Zellkern, eine besondere Rolle spielen, ist nicht sicher zu sagen. Es hat sich vielfach gezeigt, daß isolierte Protoplasmateile sich nur dann mit einer neuen Membran umgeben, wenn sie einen Kern enthalten oder durch eine — wenn auch noch so dünne — Plasmabrücke mit kernhaltigem Plasma zusammenhängen (TOWNSEND 1897). Aber das trifft durchaus nicht allgemein zu, vielmehr haben WISSELINGH (1904) und PALLA (1906) bei bestimmten Objekten mit Sicherheit auch Membranbildung um kernlose Protoplasten auftreten sehen. — Auf eine besondere Aufgabe des Zellkerns bei der Membranbildung hat HABERLANDT (1887) aus dem Umstand geschlossen, daß der Kern dem wachsenden Teil der Membran anliegt. Neben vielen Fällen, in denen das zutrifft, gibt es aber doch auch solche, in denen der Kern weit entfernt von der wachsenden Wand ist (KÜSTER 1907).

Blicken wir zurück, so müssen wir sagen, daß das Wachstum der Zellhaut in verschiedener Weise zustande kommt. Darum sind auch alle Theorien, die nur eine einzige Form des Wachstums zulassen wollen, zu verwerfen. Selbst in den Fällen, wo das Wachstum anscheinend rein mechanisch begreiflich erscheint, kommen wir ohne die komplizierte und im einzelnen nicht übersehbare Mitwirkung des Protoplasmas nicht aus. Das Protoplasma gibt den Anstoß sowohl zur Bildung wie zum Wachstum der Zellhaut und bestimmt endlich auch das Aufhören desselben. Das Protoplasma regelt auch die Höhe des osmotischen Druckes, der ja ohne Neubildung osmotischer Substanz bei jeder Vergrößerung der Zelle sinken müßte, und ebenso beeinflußt es die Dehnbarkeit der Zellhaut. Und selbst wenn wir etwa in einzelnen Fällen oder auch generell der Zellhaut selbst „Leben" zusprechen wollten, so würde das an ihrer Abhängigkeit vom Protoplasma nichts ändern.

Nicht überall, aber häufig, ist mit dem Wachstum der Ze[lle] auch eine Teilung verknüpft. Es gibt Pflanzen (Siphoneen, Mucorine[n]) die eine beträchtliche Größe und komplizierte Gestalt erreichen und

den Charakter einer einzigen Zelle beibehalten. Aber die große Mehrzahl der Zellen pflegt nach Erreichung einer bestimmten Größe eine Teilung durchzumachen. In ihrem typischen Verlauf betrachtet, vollzieht sich diese in folgender Weise. Die ersten Veränderungen werden am Kern sichtbar. Durch komplizierte Vorgänge in seinem Innern, die in Fig. 61 dargestellt sind, bildet ein Teil seines „Chromatins“ zunächst einen vielfach verschlungenen Faden (*2*), der dann in eine bestimmte Anzahl von Segmenten, die sog. Chromosomen,



Fig. 61. Kern- und Zellteilung in einer embryonalen Gewebszelle. Etwas schematisiert. *n* Nucleolus, *p* Polkappen, *w* Kernwandung, *ch* Chromosomen, *s* Spindelfasern. Vergr. 600. Aus „Bonner Lehrbuch“.

zerfällt (*3*, *4*). Meist sind es bei Pflanzen ziemlich viele solche Chromosomen, die sich in Gestalt eines **U** in der Mitte des Kernes ansammeln. Jedes Chromosom spaltet sich zunächst der Länge nach (*5*, *6*), und die so gebildeten Hälften rücken dann nach verschiedenen Richtungen auseinander (*8*, *9*). In jeder der zwei Gruppen tritt dann Verschmelzung der Chromosomen zu einem Gerüstwerk ein, wie es ursprünglich im Kern vorhanden war (*10—12*). So entstehen zwei Tochterkerne, die von einem Zwischenstück getrennt sind. Die in den Figuren *1—6* dargestellten Vorgänge werden als Prophasen, *7—9* als Metaphasen, *10—12* als Anaphasen bezeichnet. Im Stadium der Fig. 61,*4* bemerkt man ein System von feinen Fäden, die von einem „Pol“ des Kernes bis zum anderen ziehen; sie stammen [illegible] aus der Grundsubstanz des Kernes (ZACHARIAS 1888) [illegible] Ansicht vieler Autoren (STRASBURGER 1888) aus [illegible] eingewandert. Einige solche Spindelfasern (die

„Zugfasern") sollen nun durch Kontraktion die Chromosomen nach den Polen ziehen (Fig. 62); die übrigen bleiben als Verbindung zwischen den beiden Tochterkernen bestehen und geben den Schauplatz für die Entstehung der Zellmembran ab. In der Aequatorialebene der Teilungsfigur (Fig. 61, *10, 11*) entstehen nämlich knötchenartige Verdickungen der Spindelfasern, so daß die einzelnen Fasern an dieser Stelle schließlich einander seitlich berühren und eine protoplasmatische Wand (*12*), die sog. Zellplatte, bilden, die die ganze Spindel in der Mitte quer durchsetzt. Die Zellplatte spaltet sich dann in zwei Lamellen und zwischen denselben wird die Zellhaut ausgeschieden (STRASBURGER 1898).

Fig. 62. Schema des Auseinanderweichens der Chromosomen. *z* Zugfasern, *a* und *b* Längshälften eines Chromosoms. Aus „Bonner Lehrbuch".

Wenn nun, was häufig geschieht, die Kernspindel sich so verbreitert hat, daß sie den ganzen Querdurchmesser der Zelle einnimmt, dann wird auch die auftretende Zellhaut, indem sie sich rechtwinklig an die alte Membran ansetzt, mit einem Schlag die Zelle in zwei Hälften zerteilen können. Solche „simultane" Zellhautbildung tritt vor allem in schmalen Zellen auf, doch ist sie nicht auf diese beschränkt. In breiteren Zellen nimmt dann die Kernspindel zuvor den ganzen Raum der Zelle ein (Fig. 61, *12*). Neben der simultanen findet sich aber auch eine succedane Wandbildung nicht selten, sei es nun, daß die Zellwand wie bei Spirogyra vom Rand der Mutterzelle aus allmählich wachsend die Gestalt einer Scheibe mit zentralem Loch hat und nach und nach dieses Loch verschließt (Fig. 63), oder daß die Wandbildung an einer bestimmten Stelle der Mutterzelle ansetzt und dann langsam bis

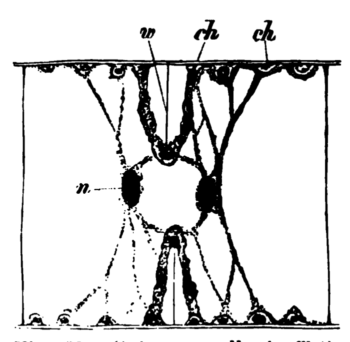


Fig. 63. Spirogyrazelle in Teilung. *n* Tochterkern, *w* Scheidewand, *ch* Chloroplast. Vergr. 230. Aus „Bonner Lehrbuch".

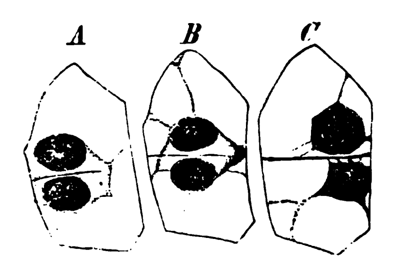


Fig. 64. Zelle von Epipactis palustris in drei verschiedenen successiven Teilungsstadien. Vergr. 365. Nach TREUB, aus „Bonner Lehrbuch".

zur gegenüberliegenden Seite fortschreitet (Fig. 64). Im letzteren Fall wandert die Kernspindel im selben Maße, als die Membranbildung sich vollzieht, durch die ganze Zelle hindurch. Nach Ausbildung der Wand verschwindet der Rest der Kernspindel in beiden Tochterzellen. In seltenen Fällen, wie bei Oedogonium, wandert die fertige Wand in der Zelle und wächst erst später am Rand mit der alten Zellhaut

zusammen (vgl. HIRN 1900); in der Regel aber wird die Membran an der Stelle ausgebildet, wo sie dauernd bleibt.

Die Fächerung der Mutterzelle vollzieht sich in einer ganz bestimmten Weise, deren Gesetzmäßigkeit schon von HOFMEISTER (1867) und SACHS (1878/79) wenigstens teilweise erkannt worden ist. Richtiger wurde dann der Tatbestand durch ERRERA (1886) und BERTHOLD (1886) dargestellt. Beide Autoren fanden, daß in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle die neue Wand der alten in derselben Weise aufsitzt, wie es eine dünne Lamelle von Seifenlösung tun würde. Die Gesetze der Anordnung von Flüssigkeitslamellen sind eingehend studiert, und man weiß, daß diese immer sog. Minimalflächen darstellen. Spannt man etwa in einem kubischen Rahmen eine Seifenlamelle in der Richtung der Diagonale (Fig. 65 *1*) aus,

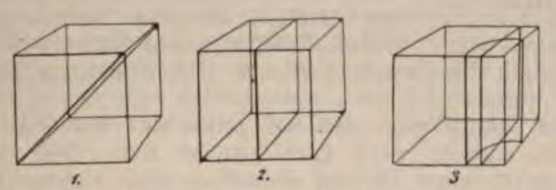
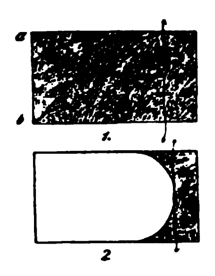


Fig. 65. Zum Teil nach BERTHOLDs Protoplasmamechanik.

so wird dieselbe sich so lange verschieben, bis sie eine Fläche minimae areae ist, d. h. in diesem Falle, bis sie den Würfel in zwei Parallelepipeda zerlegt hat (*2*). Spannen wir in demselben Würfel eine Lamelle stark der einen Wand genähert und dieser parallel, so verschiebt und krümmt sich dieselbe so lange, bis sie eine Kante des Würfels abgeschnitten hat (Fig 65 *3*). In ähnlicher Weise treten nun in den Pflanzenzellen bald ebene, bald gekrümmte Flächen auf, deren Detailschilderung uns hier zu weit führen würde; sie entsprechen, wie gesagt, in der Mehrzahl der Fälle Minimalflächen, aber es sind auch Ausnahmen bekannt, z. B. Zellen, die sich der Länge nach teilen, während man eine Querwand erwarten müßte. Dies trifft z. B. für die Cambiumzellen zu; auch viele Flagellaten teilen sich längs, einzelne auch schräg (vgl. OLTMANNS, Algen I, 48).

Das Auftreten der Zellwände als Flächen „minimae areae“ fände seine einfachste Erklärung, wenn die jugendliche Wand einen flüssigen Aggregatzustand besäße. Das hat denn auch ERRERA (1886) angenommen, obwohl die Beobachtung das Gegenteil lehrt. WILDEMAN (1893) hat dann später ausgeführt, daß es genüge, wenn die Membran nur für einen Moment flüssig sei, um alsbald zu erstarren. Eine solche Hypothese wird man wenigstens bei simultaner Wandbildung nicht widerlegen können, sie reicht aber nicht aus zur Erklärung der succedanen. Hier existiert ja zweifellos ein Teil der Wand schon in festem Zustand, während ein anderer noch gar nicht angelegt ist. Was veranlaßt da die Zellwand, in einer bestimmten Richtung fortzuwachsen? WILDEMAN hat gezeigt, daß auch eine Flüssigkeitslamelle sich succedan vergrößern kann. Stellt man in einem Rechteck von Eisendraht eine Seifenlamelle her, in welcher (Fig. 66, *1*) von *a* und *b* aus je ein Seidenfaden verläuft, deren Enden durch ein in der Seifenhaut suspendiertes Strohhälmchen gehen, und durchstößt nun die Lamelle zwischen *a b* und den Fäden, so erhält man Fig. 66, *2*;

und wenn man jetzt an den Enden der Fäden zieht (da wo die Pfeile in der Figur sind), so wird allmählich die Seifenlamelle von rechts nach links wachsend den ganzen Rahmen erfüllen. Dieses Experiment auf die sich teilenden Zellen zu übertragen, macht aber große Schwierigkeiten. Was entspricht dem Seidenfaden in der Zelle und was dem Rahmen? Die Frage bleibt unbeantwortet; ohne Seidenfaden und Rahmen aber ist das succedane Wachsen der Lamelle nicht möglich.


Fig. 66. Versuch von DE WILDEMAN.

So verlockend also auch auf den ersten Blick die Zurückführung der Zellteilung auf die Gesetze des Gleichgewichtes von Flüssigkeitslamellen ist, so können wir doch dieselbe nicht akzeptieren; wir müssen uns damit begnügen, die große Aehnlichkeit zwischen beiden Erscheinungen hervorzuheben und gestehen, daß uns die Ursachen dieser Uebereinstimmung noch ganz unklar sind.

Nach der Schilderung, die wir jetzt von der Zweiteilung der Zelle gegeben haben, wird man geneigt sein, dem Zellkern und speziell der mitotischen Teilung desselben eine wichtige Funktion bei diesem Prozeß zuzuschreiben. Will man dieselbe aber nicht überschätzen, so muß man sich stets vor Augen halten, daß auch ohne Mitose, ja selbst ohne Beteiligung des Kernes eine ganz normale Zellteilung ausgeführt werden kann. Dies ist z. B. der Fall bei den vielkernigen Zellen von Cladophora; ihre Teilung verläuft geradeso wie die von Spirogyra, aber die Scheidewand tritt nicht in einer Kernspindel auf. Auch die Zellen von Kyanophyceen und Bakterien zeigen normale Zweiteilung, und sie besitzen aller Wahrscheinlichkeit nach überhaupt keinen Kern. Ferner gelang es GERASSIMOFF (1899) und WISSELINGH (1904), durch geeignete Prozeduren bei Spirogyra die Teilung so abzuändern, daß von den zwei entstehenden Zellen die e i n e zwei Kerne, die andere gar keinen erhielt; obwohl also hier die Scheidewand nicht in den Spindelfasern auftreten konnte, so war sie doch von einer normalen nicht zu unterscheiden. In einigen Versuchen konnte GERASSIMOFF (1901) auch Zellen während der Teilung so beeinflussen, daß die K e r n teilung unterblieb, während die Z e l l teilung ausgeführt wurde; es erhielt eine Tochterzelle e i n e n, die andere k e i n e n Kern. Die kernhaltige Zelle und ihre Deszendenten zeichneten sich dann für längere Zeit durch bedeutendere Größe aus; sie erreichten eine größere Länge, ehe sie sich von neuem zu einer Teilung anschickten. Der Kern hat also einen gewissen Einfluß auf die s p e z i f i s c h e T e i l u n g s g r ö ß e, die auch sonst von mancherlei inneren und äußeren Faktoren abhängt. Wir können auf diese nicht näher eingehen und wollen nur noch hervorheben, daß besonders e i n innerer Faktor, nämlich die F u n k t i o n der Zelle, in auffallender Weise die Teilungsgröße beeinflußt. Damit hängt die so verschiedene Größe differenter Zellen in einer komplizierten Pflanze zusammen; aber auch schon bei ganz einfachen Organismen können wir dieselbe Erscheinung beobachten. Man vergleiche z. B. die Größendifferenz zwischen den gewöhnlichen vegetativen und den geschlechtlichen (männlichen) Zellen bei Oedogonium. — Trotz ihrer Veränderlichkeit ist die Teilungsgröße der Zelle im allgemeinen ein

Charakter der Spezies: so kleine Zellen wie bei den Bakterien sind bei Phanerogamen unbekannt, so große wie bei Caulerpa etc. finden sich bei letzteren nur vereinzelt und in Anpassung an ganz spezielle Funktionen (Milchsaftzellen).

Wenn nach Erreichung einer bestimmten Größe die Zelle sich halbiert, so geht sie damit wieder auf ihr Normalmaß zurück, und in der Tat sehen wir zu diesem Rückgang in der Regel die Zweiteilung verwendet. Manchmal aber erfolgt auch eine Vielzellbildung, es entstehen vier oder beliebig viele Zellen auf einmal aus einer. Beispiele hierfür anzuführen und die Stellung der Wände zu besprechen, würde uns zu weit führen, und wir verweisen deshalb auf eingehende Darstellungen der Morphologie der Zelle.

Wenn demnach für gewöhnlich ein gewisses Wachstum der Zellteilung vorauszugehen pflegt, so ist dieses doch nicht allgemein eine Bedingung für die Teilung. Gewisse embryonale Zellen zerfallen vielmehr ohne wesentliches Wachstum in zahlreiche kleine Zellen; so z. B. die Eizellen von Fucus, die Sporen mancher Lebermoose und Pilze, die Segmente der Scheitelzelle von Stypocaulon, von denen noch in der nächsten Vorlesung die Rede sein wird.

Vorlesung 21.

Der Vegetationspunkt.

Die bei der Zellteilung entstandenen Tochterzellen können sich entweder voneinander trennen, oder sie können miteinander verbunden bleiben. Trennen sie sich, so ist die betreffende Pflanze einzellig im wahrsten Sinne des Wortes, im anderen Fall entstehen Zellaggregate, die in Form von Zellfäden, Zellflächen und Zellkörpern aufzutreten pflegen, je nachdem das Wachstum in ein, zwei oder drei Richtungen des Raumes erfolgt. Da nun alle Zellen eines solchen Aggregates unter sich gleich sind, und jede einzelne physiologisch vollkommen selbständig ist, so ist der Unterschied zwischen Organismen, die in Form von solchen Aggregaten (Kolonien) erscheinen, und solchen, die streng einzellig sind, ein geringer, und zahllose Uebergänge kommen zwischen ihnen vor, ja es kann sogar ein und dieselbe Pflanze, je nach äußeren Umständen, einzellig oder koloniebildend auftreten.

Aber nicht immer sind die zwei Schwesterzellen morphologisch und physiologisch gleich, vielmehr treten uns, je höher wir in der Reihe der Organismen aufsteigen, desto mehr sichtbare Differenzen zwischen den einzelnen Zellen entgegen, denen Verschiedenheiten in der physiologischen Leistung entsprechen. Jetzt hat nicht mehr jede Zelle die gleiche Funktion; es ist eine „Arbeitsteilung“ eingetreten und diese bedingt es, daß die einzelnen Zellen ihre physiologische Selbständigkeit verlieren, in gegenseitige Abhängigkeit geraten, schließlich gar nicht mehr einzeln lebensfähig sind und nur im Verband zu einem „differenzierten“ Ganzen funktionieren können. Vor

allen anderen Differenzierungen pflegt eine Trennung in wachstumsfähige Bildungszellen und ausgewachsene Dauerzellen einzutreten, und da die Bildungszellen nicht unregelmäßig zwischen den Dauerzellen gelagert sind, sondern im einfachsten Fall **ein** Ende des ganzen Pflanzenkörpers einnehmen, so hängt mit dieser ersten Differenzierung gewöhnlich auch die Ausbildung zweier **Pole** an der Pflanze zusammen, die Ausbildung von **Basis** und **Spitze**; freilich gibt es auch genug Einzelzellen mit polarem Bau. Betrachten wir als einfachstes Beispiel einen Zellfaden, so kann derselbe (Fig. 67) aus einer Reihe zylindrischer Zellen *a*, *b*, *c* aufgebaut sein, die alle ausgewachsen sind; an der Spitze sitzt die allein wachstumsfähige Zelle (die Scheitelzelle *s*), die sich schon durch ihre Gestalt von den anderen unterscheidet. Hat sie eine gewisse Länge erreicht, so teilt sie sich, und die der Zelle *c* anliegende Tochterzelle *d* wird zur Dauerzelle, die andere *s'* bleibt Scheitelzelle, und so setzt sich der Prozeß in infinitum fort. Man nennt die Scheitelzellen auch embryonale Zellen und die aus ihnen hervorgehenden Zellen **somatische** Zellen: dementsprechend heißen die höheren Pflanzen, die diese Differenzierung aufweisen, Somatophyten, die niedrigen dagegen, die keinen ausgewachsenen Teil, kein „Soma“ besitzen, Asomatophyten (PFEFFER, Phys. II, § 2). Wenn nun auch in der Natur der Uebergang von der „embryonalen“ Zelle zur ausgewachsenen oder „somatischen“ Zelle sich allmählich vollzieht, so ist darum der Gegensatz zwischen beiden doch ein bedeutender. Besser tun wir freilich, wenn wir hier nicht von Zellen, sondern viel allgemeiner von „Substanz“, also von „embryonaler“ und „somatischer Substanz“ reden; denn die embryonale Substanz **muß** nicht, wie in unserem Beispiel, gerade den Raum **einer** Zelle einnehmen, sie kann auch aus **vielen** Zellen bestehen, oder sie kann nur ein **Teil** einer Zelle sein. Die Orte, an denen embryonale Substanz in der Pflanze vorkommt, nennt man mit einem alten Ausdruck: „**Vegetationspunkte**“. Der Vegetationspunkt liegt aber nicht immer an der freien **Spitze** des Pflanzenkörpers; er kann auch an der **Basis** liegen, oder an der **Grenze** von zwei somatischen Stücken; man unterscheidet danach den **terminalen**, den **basalen** und den **interkalaren** Vegetationspunkt.

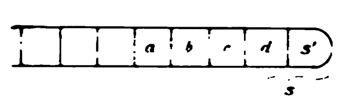


Fig. 67. Schema eines Zellfadens mit Scheitelzelle *s*.

Im einfachsten Falle besteht die ganze Tätigkeit des Vegetationspunktes in der **Verlängerung** des schon existierenden Körpers. Wenn aber die Pflanze **verzweigt** ist, dann fällt dem Vegetationspunkt auch noch die weitere Aufgabe zu, diese Auszweigungen zu produzieren.

Die Bildung von Auszweigungen am Vegetationspunkt kann sich in zweifacher Weise vollziehen. Bei manchen Pflanzen bilden sich zwei Auszweigungen gleichzeitig; die bisherige Wachstumsrichtung wird aufgegeben, und statt einer geradlinigen Verlängerung des Pflanzenkörpers tritt eine **Gabelung**, eine **Dichotomie** ein. Als Beispiel sei die Alge Dictyota genannt, bei der die Dichotomie durch eine Längsteilung der Scheitelzelle (Fig. 68) eingeleitet wird. In ähnlicher Weise findet sich die Dichotomie bei manchen Lebermoosen; dagegen ist sie

bei den höheren Pflanzen selten (Lycopodium und Selaginella; Sprosse und Wurzeln). Bei den höchsten Pflanzen tritt ganz allgemein, bei niedrigen schon sehr häufig der andere Typus, die seitliche Verzweigung auf, d. h. es findet außer der geradlinigen Verlängerung des Körpers auch noch die Bildung seitlicher Vorwölbungen am Vegetationspunkt statt; damit ist dann ein Gegensatz zwischen einer Achse und ihren Seitengliedern gegeben. In der Regel werden nun Seitenglieder nicht nur einmal oder einigemal vom Vegetationspunkt gebildet, sondern sie treten meistens in großer Zahl fortwährend oder in periodischen Intervallen auf und ihre Entwickelungsfolge ist dann eine ganz bestimmte, nämlich eine progressive; die jüngsten stehen dem Vegetationspunkt am nächsten, je weiter wir uns von ihm entfernen, auf desto ältere Seitenglieder treffen wir. Je nachdem dann der Vegetationspunkt an der festgewachsenen Basis oder an der freien Spitze der Achse liegt, ist die progressive Entwicklung eine basipetale oder eine akropetale; ein Beispiel für basipetale Entwicklung gibt Fig. 69, für die gewöhnlichere akropetale Entstehungsfolge die Fig. 70 und 71.

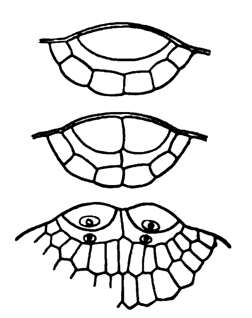


Fig. 68. Dichotomie des Vegetationspunktes von Dictyota. Vergr. 250. Nach DE WILDEMAN in „Bonner Lehrbuch".

In der Anordnung der Seitenorgane am Vegetationspunkt treten uns bestimmte Symmetrieverhältnisse, also rein geometrische Beziehungen, entgegen, die eingehender betrachtet werden müssen. Man kann radiäre, bilaterale und dorsiventrale Vegetationspunkte unterscheiden; die radiärsymmetrischen lassen sich der Länge nach in drei oder mehr spiegelbildlich gleiche Hälften teilen, bei den bilateralen gibt es nur zwei, bei den dorsiventalen nur eine solche Symmetrieebene.

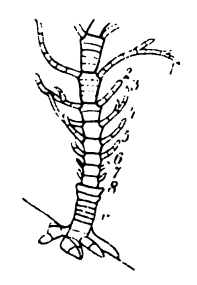


Fig. 69. Arthrocladia villosa, Kurztrieb mit basalem Vegetationspunkt *v*. *1*, *2*, *3* . . . basipetal entstandene Seitenzweige. Nach FALKENBERG (1882, Algen in SCHENKS Handbuch der Botanik).

Einen radiären Vegetationspunkt zeigt uns z. B. Fig. 70 von der Siphonee Dasycladus. Diese Meeresalge besteht aus einer langgestreckten, an der Spitze sich verlängernden, an der Basis festgewachsenen Zelle. Ihre Seitenorgane sind in regelmäßigen Wirteln an tonnenförmigen Anschwellungen der Achse angeordnet. Unmittelbar unter der Vegetationspunktkuppe ist gerade ein solcher aus 14 Gliedern bestehender Wirtel hervorgesproßt; in beträchtlichem Abstand von ihm finden sich zwei successiv ältere, aus der gleichen Anzahl von Gliedern bestehende Wirtel, von denen in der Figur nur die Ansatzstellen gezeichnet sind. Die aufeinanderfolgenden Wirtel alternieren (NOLL 1896), d. h. die Glieder des höheren stehen über den Lücken zwischen je zwei Gliedern des tieferen Wirtels. Diese Alternanz der Glieder tritt uns als allgemeine Regel bei wirtliger Anordnung von Seitenorganen entgegen, einerlei ob es sich um einfache Ausstülpungen

aus einer Zelle, wie bei Dasycladus, oder um komplizierte Orga
wie bei den Blättern höherer Pflanzen, handelt; Störungen in d
Alternanz werden aber stets (auch bei Dasycladus) beobachtet, we
die Zahl der Wirtelglieder sich ändert, und eine Zunahme derselb
tritt z. B. regelmäßig mit dem Erstarken der Pflanze ein. — D
Wirtel von Dasycladus sind noch aus dem Grunde beachtenswe
weil sie in beträchtlicher Entfernung voneinander angelegt werde
Viel gewöhnlicher ist der in Fig. 71 dargestellte Fall; auch hi
finden sich alternierende Wirtel, aber sie sind so dicht aneinand
gedrängt, daß sämtliche Seitenglieder in Berührung (Kontakt) n
einigen ihrer Nachbarn stehen.

Ein anderer Typus der Anordnung seitlicher Organe tritt u
entgegen, wenn wir die „Wirtelstellung" jetzt verlassen und uns z
„Schraubenstellung" wenden. Charakteristisch für diese ist, daß
einer bestimmten Höhe der Achse nur eine *einzige* seitliche A

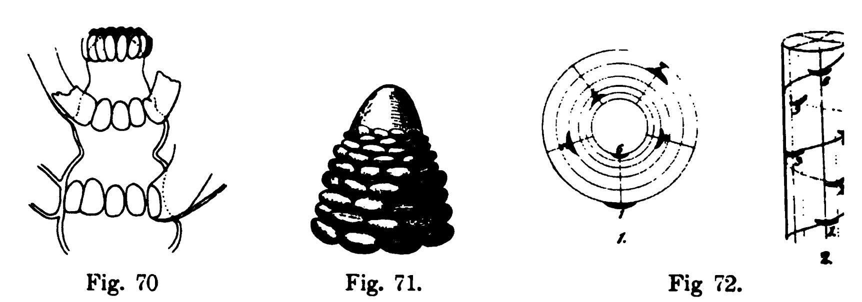


Fig. 70 Fig. 71. Fig 72.

Fig. 70. Dasycladus clavaeformis. Vegetationspunkt mit 3 Wirteln von Ae
Vergr. 40. Nach CRAMER, 1887.

Fig. 71. Vegetationspunkt von Hippuris vulgaris. Nach SACHS (Vorlesun
über Pflanzenphysiologie, I. Aufl. Fig. 307).

Fig. 72. Schema einer $^2/_5$-Stellung. *1* im Grundriß, *2* von der Seite.

zweigung steht, nicht deren zwei oder viele. Wir wollen einen s
einfachen Fall an einem Schema betrachten. In der üblichen We
sind in Fig. 72, *1* die Basalteile von Blättern nach ihrer gegenseiti
Lage und nach ihrer Stellung zu der im Zentrum des Systems
findlichen Achse eingezeichnet. Das am tiefsten stehende Blatt tr
die Ziffer *1*, das höchste ist mit *6* bezeichnet. Es ist nun leicht e
zusehen, daß sämtliche Blätter in fünf Längszeilen („Orthostiche
stehen, und daß man beim Fortschreiten von Blatt *1* zu den folgen
immer einen Schritt von $^2/_5$ der Kreisperipherie zurückzulegen l
Wie die Seitenansicht Fig. 72 *2* zeigt, kann man also die successi
Blätter durch eine Schraubenlinie (sog. „*Grundspirale*") verbind
und auf dieser steht Blatt *6* genau über *1* (Blatt *7* über *2*). M
bezeichnet diese sehr häufig vorkommende Stellung als $^2/_5$-Stellu
und man wird sich leicht klar machen können, was dann unter ^{1}
$^3/_8$-, $^5/_{13}$- etc. Stellung zu verstehen ist. Bei einfachen Anordnung
wie der $^1/_3$- oder $^2/_5$-Stellung entspricht die Bezifferung der Glie
meistens ihrer Entstehungsfolge. Aber auch so komplizierte St
lungen, wie sie z. B. die Blüten auf der Infloreszenz der Sonnenblu
aufweisen, erlauben nach gewissen geometrischen Regeln die einzeln
Seitenglieder zu beziffern und aus den Ziffern die „Grundspirale"
zuleiten. Diese hat aber hier gar keinen Sinn, denn man dr

glauben, daß auch die Entwicklung der Glieder in der Reihe vor sich gehe, wie die Ziffern aufeinander folgen. Die Ausbildung der Seitenglieder findet vielmehr häufig auf der einen Seite des Vegetationspunktes rascher statt als auf der anderen, und es richtet sich der Ort, an dem ein junges Glied auftreten soll, durchaus nicht nach der Stellung des in der Bezifferung ihm vorangehenden, aber räumlich weit von ihm entfernten Organs. Die Stellung des neuen Gliedes hängt vielmehr meistens nur von seinen unmittelbaren Nachbarn ab, und es werden gewisse „Schrägzeilen“ (Parastichen), von denen bei Helianthus häufig 55 in der einen, 89 in der anderen Richtung verlaufen, solange wie möglich regelmäßig weiter gebaut. Ihre Regelmäßigkeit hört aber auf, wenn die Raumverhältnisse am Vegetationspunkt sich ändern, wenn das Verhältnis zwischen dem Durchmesser der Seitenglieder und dem des Vegetationspunktes variiert (vgl. SCHWENDENER 1878, HOFMEISTER 1868).

Es ist uns nicht möglich, weiter auf die Anordnung von Seitengliedern einzugehen, wir verweisen darum auf die betreffende Spezialliteratur (BRAVAIS 1837—39, A. BRAUN 1831, HOFMEISTER 1868, SCHWENDENER 1878, GOEBEL 1898) und heben hier nur noch hervor, daß die Gesamtverteilung der Seitenorgane in den bisherigen Beispielen eine allseitig gleichmäßige ist, so daß wir eben einen radiären Vegetationspunkt vor uns haben. Als Beispiel für einen bilateralen Vegetationspunkt diene nun Fig. 73, die von einer einzelligen Alge, Caulerpa Holmesiana, entnommen ist. Die Ausgliederung der Seitensprosse erfolgt hier nur in zwei um 180° voneinander entfernten Flanken, während die in der Figur nach oben und unten schauenden Seiten ohne Auswüchse sind. Drehen wir das Objekt um 90°, so erhalten wir, wenn nur die Ansätze der Seitenglieder gezeichnet werden, ein Bild, wie es Fig. 73 *II* darstellt. Wenn wir dagegen einen radiären Vegetationspunkt um 90° oder überhaupt ganz beliebig um die Längsachse drehen, so bleibt das Bild völlig unverändert. — In Fig. 73 stehen die Seitenglieder paarweise auf gleicher Höhe, wir nennen diese Verzweigung „gefiedert“, sie entspricht der wirtligen Auszweigung am radiären Vegetationspunkt. Stehen dagegen die Seitenglieder so wie in Fig. 74 „alternierend zweizeilig“, so haben wir es mit einer schraubenförmigen Anordnung zu tun, die wir als $^1/_2$-Stellung bezeichnen können. Mit dieser Be-[illegible]nungsweise ist aber auch schon gesagt, daß die bilaterale Sym-[illegible] ein Grenzfall der radiären ist. Eine tiefere Verschieden-[illegible]iegt der dorsiventralen Symmetrie zugrunde (vgl.



Fig. 73. *I* Vegetationspunkt von Caulerpa Holmesiana (nach REINKE, 1899). *II* Schematische Darstellung des gleichen Präparates nach Drehung um 90°.

GOEBEL 1880). Als Beispiel einer solchen sei die Infloreszenz von Vicia cracca angeführt, bei der sämtliche Blüten nur auf der einen Seite auftreten (Fig. 75 *1*), während die andere ganz frei von Auszweigungen verbleibt (Fig. 75 *2*). So haben wir hier also nicht nur zwei Flanken, sondern auch Rücken und Bauchseite zu unterscheiden. Von großem Interesse ist die Anordnung der Seitenorgane im einzelnen. Sie stehen in regelrechten Parastichen wie an

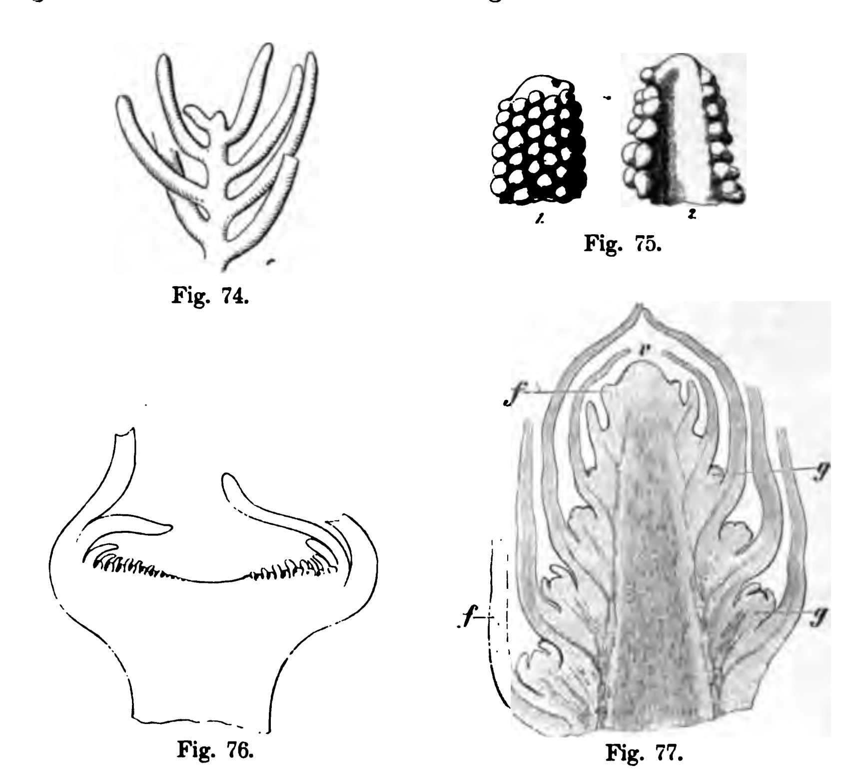


Fig. 74. Fig. 75. Fig. 76. Fig. 77.

Fig. 74. Vegetationspunkt eines Blattes von Caulerpa obscura (nach REINKE, 1899).

Fig. 75. Infloreszenz von Vicia cracca. *1* Von der Bauchseite, *2* von der Rückenseite. Nach GOEBEL (1880, Taf. X, Fig. 19 und 20).

Fig. 76. Längsschnitt durch ein Köpfchen der Sonnenblume. Der etwas vertiefte Vegetationspunkt ist in der Mitte noch frei von Blütenanlagen. Schwach vergrößert.

Fig. 77. Sproßscheitel einer Phanerogame. *v* Vegetationspunkt, *f* Blattanlagen, *g* Achselknospen. Vergr. 10. Aus „Bonner Lehrbuch".

einem radiären Vegetationspunkt, und man könnte sich versucht fühlen, auch hier eine Numerierung der Organe wie dort auszuführen, wenn nicht der Umstand der einseitigen Entwicklung daran hinderte. Man sieht, daß diese einseitige Entwicklung die „schraubige" Anordnung nicht unmöglich macht. Das bestätigt den früher schon gezogenen Schluß, daß die „Grundspirale" für die Pflanze keine Bedeutung hat.

Es bleibt uns nun noch die Form des Vegetationspunktes zu besprechen. In den bisherigen Beispielen war dieselbe im allgemeinen

eine schlank paraboloidische, eine „kegelförmige“, wie man gewöhnlich, weniger genau, sagt. Daneben findet sich aber sehr häufig eine flach-kegelförmige oder scheibenförmige Gestalt. Solche Formen treten uns z. B. nicht selten in der floralen Region der höheren Pflanzen entgegen, und von ihnen führen Uebergänge zum eingesenkten Vegetationspunkt, bei welchem die etwas älteren Teile die eigentliche „Spitze“ kraterförmig umwachsen und die neu auftretenden Organe an der Innenwand des Kraters, nach unten fortschreitend, sich entwickeln (Fig. 76). Dabei ist zu bemerken, daß diese Form des Vegetationspunktes nicht nur dann auftreten kann, wenn das aus der Anlage sich entwickelnde Gebilde bei seiner definitiven Fertigstellung krugartig vertieft ist (z. B. viele Blüten), sondern daß durch nachträgliche Veränderungen diese Vertiefung wieder ausgeglichen werden kann. Im letzteren Falle hat die eingesenkte Lage des Vegetationspunktes wohl nur die Bedeutung, den empfindlichsten Teil vor Schädigungen durch die Außenwelt zu bewahren. Solche Schutzvorrichtungen werden aber auch auf andere Weise erzielt: sehr verbreitet ist z. B. die Bildung von K n o s p e n; hierbei wachsen die seitlichen Auszweigungen rascher als die Spitze des Vegetationspunktes, und sie krümmen sich außerdem derartig, daß sie die Spitze umhüllen. Fig. 77 mag einen Begriff von dem Aussehen einer solchen Knospe im Längsschnitt geben.

Daß es die Aufgabe der Vegetationspunkte ist, unter stetiger Verlängerung ihrer Achse Seitenglieder zu bilden, wissen wir jetzt. An den Seitengliedern wiederholen sich aber im wesentlichen die gleichen Verhältnisse wie an der Achse. Sie haben ebenfalls einen V e g e t a t i o n s p u n k t, der durch Hervorwölbung aus dem Hauptvegetationspunkt entstanden ist; er verlängert die Achse zweiter Ordnung und sorgt eventuell auch für Seitenglieder an ihr. — Die Seitenglieder erster Ordnung verhalten sich aber nicht alle gleich, und schon bei vielen Algen kann man zwei Typen von ihnen unterscheiden: solche, die sich in allen wesentlichen Punkten wie die Hauptachse verhalten, die L a n g triebe, und solche, deren Vegetationspunkt nach kurzer Zeit seine Tätigkeit einstellt, die K u r z triebe. Meist ist der Unterschied zwischen ihnen kein prinzipieller, und Zwischenstufen sind nicht selten.

Ganz besondere Verhältnisse erregen unsere Aufmerksamkeit bei den höchsten Pflanzen, insbesondere den Phanerogamen. Der Sproß trägt hier an seinem axilen Teil, dem Stamm, zunächst einmal diejenigen Seitenorgane, die als B l ä t t e r bezeichnet werden. Man kann sich wohl vorstellen, daß diese Organe phylogenetisch von Kurztrieben abzuleiten sind, in der Gegenwart aber zeigen sie zumeist auffallende Unterschiede von solchen. Von diesen interessiert uns hier vor allem der durch die Verschiedenheit des Wachstums bedingte. Die Blätter haben im allgemeinen eine sehr beschränkte Wachstumsfähigkeit, nach kurzer Zeit sind sie ausgewachsen, und ihr Vegetationspunkt ist als solcher verschwunden, d. h. er ist in Dauergewebe übergegangen. Auch bei den Kurztrieben ist das Wachstum, wie wir gehört haben, ein beschränktes, aber es bleibt vielfach der Vegetationspunkt noch erhalten, und er kann, wenn er von passenden Reizen getroffen wird, von neuem zur Organbildung übergehen; ein Kurztrieb kann sehr häufig noch nachträglich in einen Langtrieb umgewandelt werden, während die Umwandlung eines Blattes in einen Kurz- oder Langtrieb

niemals gelingt. Das sind freilich Regeln, und Regeln sind durch Ausnahmen gekennzeichnet. So kennen wir in der Tat bei gewissen Farnen und anderwärts Blätter, die längere Zeit, oft sogar mehrere Jahre hindurch, mit apikalem Vegetationspunkt wachsen. Wir kennen auf der anderen Seite zahlreiche Kurztriebe, bei denen durch Aufbrauchen des Vegetationspunktes die Entwicklung dauernd eingestellt ist. Als Beispiel seien einmal viele in einem Dorn endigende Sprosse, sodann die Blüten genannt, bei welchen gewöhnlich der Vegetationspunkt in der Ausbildung des Fruchtknotens aufgeht. Der eine angeführte Unterschied zwischen Kurztrieb und Blatt genügt also nicht zur Charakterisierung, es kommen noch andere hinzu, von denen wir aber nur auf einen eingehen können; er betrifft die Stellung an der Achse.

Es gibt eine ganze Anzahl von Pflanzen, die nur eine einzige Achse ausbilden und an dieser als Seitenorgane nur Blätter produzieren; dahin gehören Isoetes, manche Farne und Palmen; in zweiter Linie sind dann viele Coniferen zu nennen, die nur vereinzelte Seitenzweige anlegen. Das Gros der höheren Pflanzen erzeugt aber ebensoviele Seitensprosse als Blätter. Dabei bestehen dann in der Regel ganz bestimmte Beziehungen zwischen Blatt und Seitensproß. Der letztere wird in dem oberen Winkel des Blattansatzes, in der sog. Blattachsel angelegt (Fig. 77 *g*) und heißt deshalb auch Achselsproß. Seine Ausbildung findet bald mehr auf der Basis des Blattes, bald mehr an dem darüber befindlichen Stammteil statt; sie erfolgt zeitlich bald unmittelbar nach der Anlage des Blattes, bald erheblich später.

Die angedeuteten Beziehungen zwischen Blatt und Achselsproß können dazu dienen, beiderlei Organe voneinander zu unterscheiden, aber sie gelten nur für radiäre (und bilaterale) Sprosse. Ist dagegen der Vegetationspunkt dorsiventral, so pflegen die Blätter auf seiner Rückenseite, die Seitensprosse auf den Flanken und die Wurzeln auf der Bauchseite (allerdings erst in einiger Entfernung vom Vegetationspunkt) zu stehen.

Die Seitenglieder können nun auch ihrerseits wieder verzweigt sein. Die Sprosse zweiten etc. Grades wiederholen dabei die Verhältnisse, die wir für diejenigen ersten Grades besprochen haben. Anders die Blätter. Die Blattspreite, der Teil, der uns allein jetzt interessiert, ist sehr häufig flächenförmig, mit ausgesprochener Rücken- und Bauchseite, also dorsiventral. Die Fläche kann eine einheitliche, sie kann aber auch eine verzweigte sein. Die Verzweigung kommt manchmal (Palmen, manche Araceen) dadurch zustande, daß eine ursprünglich einheitliche Blattfläche durch nachträglich auftretende Risse zerteilt wird, für gewöhnlich aber werden die Seitenglieder von vornherein als solche angelegt. Vereinzelt findet sich dichotome Gabelung (Farne, doch auch manche Dikotylen, wie Utricularia, Ceratophyllum, manche Droseraarten), meistens ist jedoch die Verzweigung eine seitliche und schreitet dann in den einfachen Fällen, die wir allein hier ins Auge fassen, entweder von der Basis nach der Spitze (Umbelliferen, Leguminosen) oder umgekehrt von der Spitze nach der Basis vor (Rosa, Potentilla), oder schließlich sie beginnt in der Mitte und geht nach zwei Richtungen weiter (Achillea millefolium). Jedes so entstandene Glied kann sich in der gleichen Weise ver-zweigen. Alle Auszweigungen entstehen an den F

Muttergliedes, und die einzelnen „Blättchen“ liegen dementsprechend mehr oder weniger in einer Ebene. Der Umstand aber, daß die Blätter sich meist in einer Knospe, d. h. in einem engen, von älteren Blättern gebildeten Raum entwickeln, bedingt vielfache Abweichungen von der flächenförmigen Gestalt. Gewöhnlich wird diese dann erst bei der Entfaltung eingenommen, und in der Knospe hat das Blatt oft eine äußerst komplizierte räumliche Lagerung seiner Glieder („Knospenlage“).

Der Besprechung der Ausgliederung an Stamm und Blatt hätte naturgemäß die an der Wurzel zu beobachtende Verzweigung zu folgen. Besondere Umstände bringen es aber mit sich, daß wir diese erst behandeln können, wenn wir den zelligen Bau des Vegetationspunktes untersucht haben. Die verschiedenen Formen von Organbildung, die wir bisher kennen gelernt haben, treten ja, darauf sei nochmals aufmerksam gemacht (vgl. S. 318), nicht nur bei höheren vielzelligen Pflanzen auf, sondern auch bei einzelligen. Insbesondere ist in der Beziehung die vielgestaltige Siphoneen-Gattung Caulerpa zu erwähnen, die durchaus den Habitus einer kriechenden höheren Pflanze hat (Fig. 78). Ihr dorsiventraler Vegetationspunkt erzeugt einen horizontal wachsenden Stamm, der auf der Oberseite Blätter, auf der Unterseite Wurzeln, gelegentlich auch einmal an den Flanken Seitenzweige produziert — und trotzdem besteht die ganze, viele Zentimeter oder gar Dezimeter große Pflanze nur aus einer Zelle. Die vollkommene Uebereinstimmung zwischen dem Vegetationspunkt dieser einzelligen und dem einer „vielzelligen“ Pflanze zeigt nun auf das deutlichste, daß die Zellteilung nicht die Wichtigkeit besitzen kann, die man ihr lange Zeit zuschrieb. Trotzdem ist sie natürlich von Interesse, und wir müssen ihr schon ein paar Worte widmen. Wir lassen dabei aber die einfachen Vegetationspunkte, die einen unverzweigten Pflanzenkörper (Zellfaden, Zellfläche, Zellkörper) ausbilden, beiseite, betrachten nur die verzweigten und beschränken uns auch noch bei diesen auf die seitliche Verzweigung.

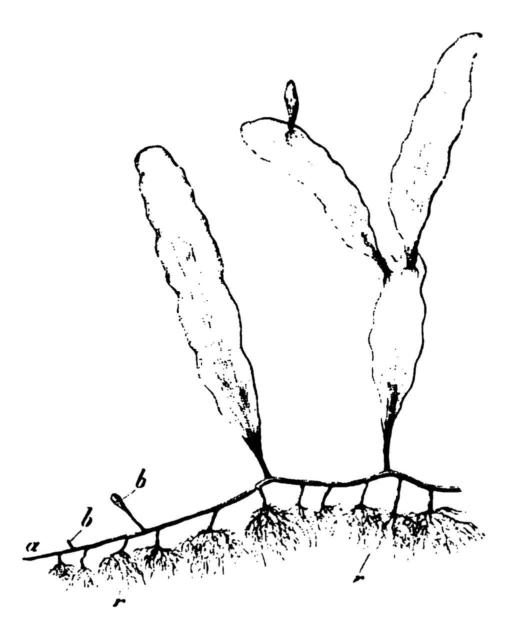


Fig. 78. Caulerpa prolifera. *a* Vegetationspunkt, *b* Blätter, *r* Wurzeln. Aus „Bonner Lehrbuch“.

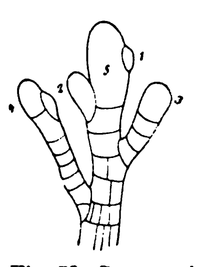


Fig. 79. Stypocaulon scoparium. *s* die Scheitelzelle, *1*, *2*, *3*, *4*, successive ältere seitliche Ausgliederungen.

Im einfachsten Fall ist dann der Vegetationspunkt eine einzig terminale Zelle, die Scheitelzelle. Sie (*s* in Fig. 79) bedingt z. B. bei Stypocaulon den Zuwachs der Hauptachse und an ihr treten a wechselnd nach rechts oder links gerichtete seitliche Ausbuchtunge auf, die Anfänge der Seitenzweige. Kaum entstanden, werden die durch eine uhrglasförmige Wand abgetrennt (*1* Fig. 79), währen die Spitze der Scheitelzelle sich noch weiter verlängert. Erst nach dem diese eine recht beträchtliche Länge erreicht hat, zerfällt s durch Querteilung in zwei Zellen. Die obere behält den Charakte der Scheitelzelle bei und würde also nach einiger Zeit einen Seiten zweig nach links entwickeln, die untere zerfällt durch successiv Teilungen in eine ganze Reihe von Zellen, sie wird zu einem „Zell körper".

Dieser Fall ist extrem. Gewöhnlich erfolgen die Auszweigungen nicht aus der Scheitelzelle selbst, sondern aus den von ihr abgeschnittenen „Segmenten". Der Vegetationspunkt ist also nicht auf die Scheitelzelle beschränkt, sondern umfaßt außer ihr noch eine Anzahl von Zellen, und er geht rückwärts ohne scharfe Grenze in die ausgewachsene Zone über. Dabei kann die Gestalt der Scheitelzelle noch ganz ebenso oder wenigstens sehr ähnlich wie bei Stypocaulon sein. Am Stammende der Moose und Farne dagegen treffen wir eine andere Form der Scheitelzelle an, nämlich die sog. zwei- oder dreischneidige. Im letzteren Fall hat sie die Gestalt eines Tetraeders oder einer dreiseitigen Pyramide, deren gewölbte Basis nach außen gekehrt ist. Die Zellteilungen erfolgen parallel den drei nach innen gekehrten Seitenflächen und schreiten in bestimmter Richtung weiter, so daß die einzelnen Segmente, die annähernd abgestutzte dreiseitige Pyramiden darstellen, in drei Längsreihen unterhalb der Scheitelzelle angeordnet sind. Bald aber zerfallen sie durch weitere Scheidewände in eine ganze Anzahl von Zellen.

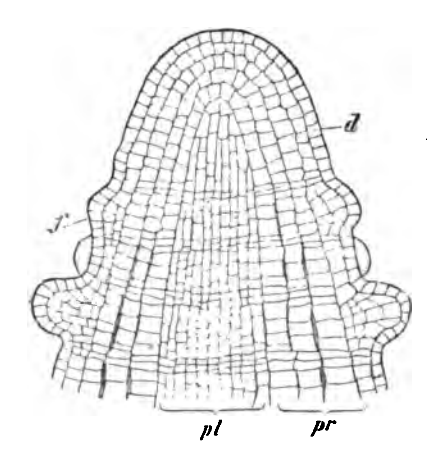


Fig. 80. Längsschnitt durch den Vegetationspunkt von Hippuris vulgaris. *f* Blattanlagen. Aus „Bonner Lehrbuch".

Komplizierter gestaltet sich der Vegetationspunkt des Stammes der Phanerogamen. Hier ist nicht eine einzelne dominierende Endzelle vorhanden, auf die man alle anderen Zellen zurückführen könnte: eine Gruppe von mehreren Zellen ersetzt sie. Unsere Fig. 80 stellt den schlank kegelförmigen Vegetationspunkt einer Wasserpflanze im Längsschnitt vor. Ein axiler Strang von Zellen, von *pl* aus aufwärts ziehend, wird von vier mantelförmigen Zellagen *pr* eingehüllt, deren Grenzen ungefähr durch fünf konfokale Parabeln gebildet werden. Diese Parabeln werden dann durch eine Schar rechtwinklig sie schneidender Parabeln durchsetzt, die mit den ersteren gleichen Focus und gleiche Achse haben, aber in entgegengesetzter Richtung verlaufen. Diese orthogonalen Trajektorien der erstangeführten Parabeln

treten freilich nicht so deutlich hervor, weil sie vielfach unterbrochen sind; dagegen sind sie in unserem einer SACHSschen Figur nachgebildeten Schema (Fig. 81) als zusammenhängende Linien eingetragen. An diese Figur wollen wir unsere weiteren Betrachtungen knüpfen, wobei wir noch ausdrücklich hervorheben, daß die geringen Differenzen, die zwischen dem Schema und der Natur bestehen, für die Richtigkeit unserer Erörterungen irrelevant sind. In dem schematischen Längsschnitt treten uns Zellreihen entgegen, die aussehen wie gekrümmte Zellfäden; die einen, nämlich die der Oberfläche mehr weniger parallel verlaufenden, in der Figur mit römischen Zahlen *I—VI* bezeichneten, wollen wir perikline, die sie kreuzenden *1—11* antikline Reihen nennen (SACHS 1878). Bei Periklinen und Antiklinen wiederholt sich die gleiche Erscheinung, daß die niedrig bezifferten Reihen flacher verlaufen, während die höher bezifferten immer stärker gekrümmt sind, bis schließlich die höchstbezifferten an der Spitze umgeknickt sind und sich dementsprechend mit ihren zwei Schenkeln in der Achse berühren. Um einen Begriff vom mutmaßlichen Wachstum eines solchen Vegetationspunktes zu geben, ist in Fig. 82 sein oberster

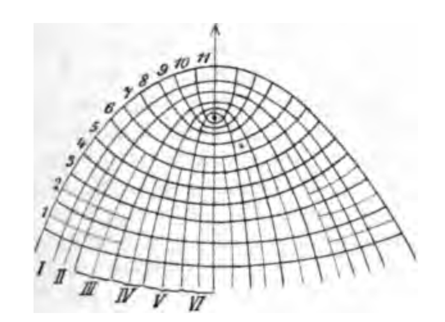


Fig. 81. Schema eines Vegetationspunktes. Nach SACHS (1878).

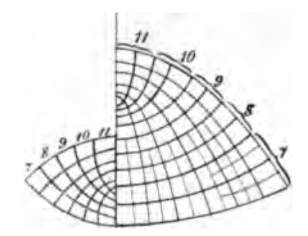


Fig. 82. Schema des Wachstums eines Vegetationspunktes. Die rechte Hälfte stellt ein weiteres Entwicklungsstadium der linken Hälfte vor.

Teil, die Antiklinen *7—11*, nochmals gezeichnet und zwar nur links von der Mediane, während rechts von derselben ein späteres Stadium der gleichen 5 Antiklinen dargestellt ist. Aus diesem Schema folgt, daß jede einzelne antikline Zellreihe doppelt so breit geworden ist, als sie zuvor war, und sich dann durch eine neue antikline Wand in zwei Reihen gespalten hat. Die periklinen Reihen haben zwar eine beträchtliche Verlängerung, aber nur an ihrer Basis eine nennenswerte Verbreiterung erfahren; an dieser Stelle sind auch schon Teilungen eingetreten. Diese Konstruktion ist nun aber unter einer ganz speziellen Annahme ausgeführt worden, nämlich, daß die sämtlichen Antiklinen *7—11* in annähernd gleichmäßigem Wachstum begriffen seien, und diese Annahme könnte ja in der Natur für einen gewissen Teil des Vegetationspunktes zutreffen. Sie muß aber nicht zutreffen; es kann ebensogut an der Spitze ein maximales oder ein minimales Wachstum stattfinden und basalwärts allmähliche Aenderung eintreten. Da eben leider die antiklinen Reihen in der Natur nicht so deutlich hervortreten wie im Schema, so wissen wir über die Wachstumsverteilung in ihnen meist nichts. Besser sind wir über die Periklinen orientiert; ihre mit dem Alter ganz allmählich fort-

schreitende Verbreiterung ist ohne weiteres aus Fig. 80 abzulesen. Sie ist in diesem Beispiel noch nicht so weit vorgeschritten, daß sie zu einer periklinen Teilung geführt hat. Wenn aber der Vegetationspunkt weniger steil ist, dann treten solche perikline Teilungen bald unterhalb seiner Spitze auf. Nur in der äußersten Lage, der künftigen Epidermis (*d* Fig. 80), unterbleiben sie fast immer. — Viel genauer als am Vegetationspunkt der Phanerogamen läßt sich bei Moosen und Farnen vermöge der außerordentlich regelmäßigen, durch die Tätigkeit der Scheitelzelle bedingten Verhältnisse die Verteilung der Wachstumsintensität feststellen (man vgl. WESTERMAIER 1881).

Was nun schließlich die Richtung der neuen Zellwände betrifft, so bestätigt sich auch an den Vegetationspunkten die Regel, die wir früher kennen gelernt haben. Die neuen Wände stellen durchweg „Minimalflächen" vor, und in sehr vielen Fällen ist der Ansatz der neuen Wände an die schon bestehenden ein rechtwinkliger. Wir können das hier nicht mehr im einzelnen verfolgen.

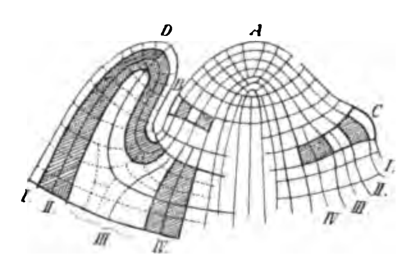


Fig. 83. Schema eines Vegetationspunktes *A*, mit successive älteren Blattanlagen *B*, *C*, *D*. Nach SACHS (1879).

Die Blattbildung erfolgt stets unterhalb des Scheitels des Vegetationspunktes. Besonders übersichtlich gestaltet sie sich bei den Laubmoosen, da hier aus jedem Segment der Scheitelzelle ein Blatt hervorgeht. Die Blätter müssen also in $^1/_3$-Stellung angelegt werden, doch erfahren die Segmentzellen des Stammes, die sie tragen, sofort nach ihrer Anlage (CORRENS 1899, SECKT 1901) eigenartige Gestaltsveränderungen, die Torsionen bedingen und so zu komplizierteren Blattstellungen führen. Bei der Anlage des Blattes wölbt sich die Außenwand des Segmentes etwas vor, und aus dieser Vorwölbung entsteht dann die zweischneidige Scheitelzelle, die das Blatt weiter aufbaut. Schon bei den Farnen lassen sich keine Beziehungen mehr zwischen den Stammessegmenten und den Blättern konstatieren, und die Entstehung der letzteren verläuft im wesentlichen wie bei den Phanerogamen, nur daß bei den Farnen noch eine Blattscheitelzelle auftritt, die den Phanerogamen fehlt. Die Blattbildung der Phanerogamen ist schon aus unserer Fig. 80 zu ersehen, deutlicher wird sie, wenn wir das SACHSsche Schema Fig. 83 betrachten. In diesem sind unterhalb des Scheitels *A* bei *B*, *C*, *D* drei successiv ältere Blätter dargestellt. Es zeigt sich, daß das Blatt aus einer oder mehreren benachbarten, antiklinen Zellreihen hervorgeht, die durch verstärktes Wachstum eine Vorwölbung aus der Oberfläche des Vegetationspunktes heraus verursachen. An dieser Vorwölbung nehmen die Zellen aus der Perikline *IV* kaum Anteil; dagegen ist in der Perikline *III* eine außerordentlich lebhafte Wachstums- und Zellbildungstätigkeit zu bemerken, und der so konstituierte Höcker wird von den aus *II* und *I* entstandenen periklinen Lagen umhüllt; dabei hat sich Lage *II* noch verdoppelt, die äußerste (*I*) ist wie überall einschichtig geblieben. Der jugendliche Blatthöcker sieht jetzt noch gerade wie der Stammvegetationspunkt aus, von dem er abstammt; wenn aber später sein Wachstum überwiegend senkrecht zur Ebene

der Zeichnung erfolgt, dann kommt die flächenförmige, dorsiventrale Gestalt des typischen Blattes zustande. Die weiteren, am Rand auftretenden Auszweigungen entstehen in derselben Weise wie der primäre Vegetationspunkt des Blattes. Zu erwähnen wäre noch die Art und Weise wie das junge Blatt dem Stammvegetationspunkt ansitzt. Zuerst ist die Blattanlage immer mehr oder weniger genau eine Halbkugel, die Berührungsfläche mit dem Stamm bildet also ungefähr einen Kreis (Ellipse, Viereck); häufig schreitet aber die Blattbildung späterhin, nach zwei Richtungen den Vegetationspunkt umgreifend, weiter fort, so daß sie schließlich zu einem Ringwall werden kann, dessen größte Erhebung an der Stelle der ersten Anlage, also in der Mediane, liegt. So werden die scheidenförmig den Stengel umfassenden Blätter gebildet.

Wesentlich in der gleichen Weise wie die Blätter entstehen dann auch die Seitenzweige, mit denen wir uns deshalb nicht beschäftigen wollen. Dagegen nimmt die Wurzel wegen ihrer besonderen Eigentümlichkeiten noch unser ganzes Interesse in Anspruch. Die Spitze der eigentlichen Wurzel ist von einem unter dem Namen Wurzelhaube bekannten Gewebe bedeckt und umhüllt. Wurzel und Wurzelhaube wachsen durch einen Vegetationspunkt. Bei manchen Wurzeln findet sich ein einziger, interkalarer Vegetationspunkt, der nach einer Richtung hin die Wurzel, nach der entgegengesetzten Richtung die Wurzelhaube aufbaut. Anders ist der Bau z. B. in der Wurzel von Hordeum (Fig. 84). Hier haben wir einen distinkten Vegetationspunkt für die Wurzel, und dieser ist durchaus analog gebaut wie ein Stammvegetationspunkt; ihm liegt dann ein getrennter Vegetationspunkt (K) für die Haube auf. — Während nun die Wurzel durch die Tätigkeit ihres Vegetationspunktes unausgesetzt eine Verlängerung erfährt, nimmt die Haube trotz dauernden Wachstums doch nicht an Masse zu, weil in dem Maße, als neue Zellen entstehen, die ältesten abgestoßen werden. Die Funktion der Haube liegt eben in erster Linie in dem Schutz, den sie dem Wurzelvegetationspunkt gewährt (vgl. aber Vorl. 33); ein dauerndes Organ der Pflanze ist die Wurzelhaube nicht.

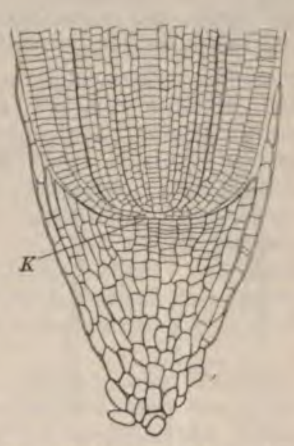


Fig. 84. Medianer Längsschnitt durch die Wurzelspitze von Hordeum vulgare. K Initialen der Wurzelhaube. Nach STRASBURGER, Das botanische Praktikum, 4. Aufl., Jena 1902.

Eine große Differenz zwischen Sproß und Wurzel liegt ferner in der Verzweigung. Die Wurzel produziert keine Blätter, keine Sprosse, nur Seitenwurzeln, die der Hauptwurzel sehr ähnlich sind. Dadurch wird ihre Verzweigung eine außerordentlich einförmige. Aber auch der Entstehungsort der Seitenglieder ist in der Wurzel ein ganz eigenartiger. Eine der Stammknospe entsprechende „Wurzelknospe“ gibt es nicht. Das Ende der Wurzel ist vielmehr [illegible] große Strecke hin ganz frei von Seitenwurzeln, und wenn [illegible] schließlich in beträchtlicher Entfernung vom Vegetations[illegible] scheinen, so brechen sie aus dem Inneren, aus einer [illegible]

gewachsenen Gewebemasse hervor — die Wurzeln entstehen endogen, Blätter und Sprosse dagegen exogen. Auf den ersten Blick könnte es also so scheinen, als ob die Seitenwurzeln gar nicht vom Vegetationspunkt der Hauptwurzel derivierten, als ob sie eine Ausnahme bildeten von der Regel, die man am Sproß konstatieren kann, daß nämlich jeder neue Vegetationspunkt ein Stück eines schon existierenden Vegetationspunktes sei. Wir können aber die Sache auch anders auffassen. Auf einem Querschnitt durch die Wurzel in ihrem eben ausgewachsenen Teil bemerkt man innerhalb der parenchymatischen, mit einer „Endodermis" abschließenden Rinde eine kreisförmige Lage von Zellen, die als „Perizyklus" scheidenförmig das zentrale Gefäßbündel umgeben. Dieser Perizyklus läßt sich auf Längsschnitten bis unmittelbar an den Vegetationspunkt verfolgen, und seine Zellen haben die Eigentümlichkeit, daß sie den Charakter der embryonalen Zone sehr lange bewahren; wenn längst ihre ganze Umgebung zu Dauergewebe erstarrt ist, bleiben sie noch bildungsfähig. Der Perizyklus ist also ein Rest des Vegetationspunktes, und aus diesem gehen die Seitenwurzeln hervor. Ihre Anlage im Perizyklus wird durch die Fig. 85 illustriert.

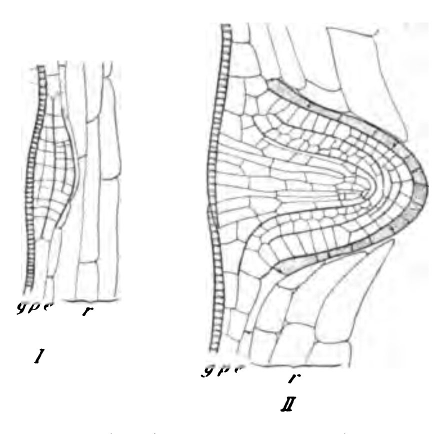


Fig. 85. Stück eines Längsschnittes einer Hauptwurzel von Reseda. Entstehung der Seitenwurzel im Perizyklus. Nach VAN TIEGHEM, Annales sc. nat. 1898, Ser. 7, Bd. 8. *g* Gefäße, *p* Perizyklus, *e* Endodermis, *r* Rinde.

Nachdem die Wurzel angelegt ist, gelangt sie bei weiterem Wachsen erst durch Lösung und mechanische Zerstörung der Rinde ins Freie. Worin die biologische Bedeutung der späten Bildung der Seitenwurzeln liegt, das wird in der nächsten Vorlesung besprochen werden; für jetzt genügt uns die Tatsache, daß man trotz der späten Bildung die Seitenwurzel aus dem Vegetationspunkt der Hauptwurzel ableiten kann, daß also die oben erwähnte Regel, die man mit SACHS kurz als die „Kontinuität der embryonalen Substanz" bezeichnen kann, auch für die Wurzel gilt. Jeder Vegetationspunkt ist also ein Stück eines älteren, alle leiten sich von den Vegetationspunkten des Embryos ab, diese aber sind nur ein Ueberbleibsel der in toto embryonalen Eizelle. Die Eizelle aber deriviert vom Vegetationspunkt einer älteren Pflanze.

Wir dürfen nicht zu erwähnen vergessen, daß neben dieser „normalen" Entstehung neuer Vegetationspunkte auch eine andere vorkommt. Es sei hier nur an eine bekannte Erscheinung erinnert. Die viel kultivierten Schiefblätter (Begonia) werden in der Weise vermehrt, daß man abgeschnittene Blätter auf feuchten Sand legt. Dann bilden sich aus einzelnen Epidermiszellen (HANSEN 1881) neue Sprosse, die rasch Wurzeln bekommen und selbständig werden. Das Blatt aber schließt, wie wir sahen, sein Wachstum überhaupt frühzeitig ab, und die Epidermiszelle eines fertigen Blattes ist das Prototyp

einer ausgewachsenen Zelle. Niemals würde dieselbe, solange normale Bedingungen gegeben sind, irgendwelche Aeußerungen von Wachstumsbefähigung zeigen. Wenn dann trotzdem unter gewissen Bedingungen eine solche Zelle zum Vegetationspunkt wird, so zeigt das eben, daß die Fähigkeit dazu in ihr nur geschlummert hat und durch gewisse Reize zur Entfaltung gekommen ist. Solche Fälle von adventiver Entstehung von Vegetationspunkten sind außerordentlich verbreitet. Sie lehren uns, daß der Unterschied zwischen einer ausgewachsenen und einer embryonalen Zelle nur ein quantitativer, kein qualitativer ist, und von der Richtigkeit dieser Tatsache werden wir uns auch noch in der nächsten Vorlesung überzeugen können (Cambium).

Damit ist dann aber auch gesagt, daß die Regel von der Kontinuität der embryonalen Substanz eine Regel mit Ausnahmen ist. Wollte man die Allgemeingültigkeit der Regel retten, so müßte man einfach jedem Protoplasma den Charakter der embryonalen Substanz zuerkennen. Daß aber eine Kontinuität des Plasmas besteht, daß Protoplasma immer nur im Anschluß an schon vorhandenes Protoplasma entsteht, ist eine sehr bekannte Wahrheit. Deshalb werden wir besser tun, aus den oben mitgeteilten Tatsachen eine andere Lehre zu ziehen. Wir werden sagen, es gibt zwei Zustände des Protoplasmas, den wachstumstätigen und den wachstumsuntätigen, oder den „embryonalen“ und den „somatischen“. Es kann aber nicht nur der embryonale Zustand in den somatischen, sondern auch der somatische in den embryonalen übergehen (vgl. auch Noll 1903).

Kehren wir noch einmal zu einfachen Pflanzen oder Pflanzenteilen zurück, so können wir da vielfach konstatieren, daß am Vegetationspunkte das stärkste Wachstum stattfindet, unmittelbar hinter demselben aber alsbald ausgewachsene Partien anzutreffen sind. So verhalten sich z. B. die mit ausgesprochenem Spitzenwachstum versehenen Pilzzellen (vgl. S. 304) und die Wurzelhaare. Aber auch an komplizierteren Vegetationspunkten, die seitliche Auszweigungen bilden, können wir dasselbe finden, so z. B. bei Caulerpa, wo das Wachstum rasch hinter dem Scheitel erlischt (vgl. Reinke 1899 S. 61). Und selbst bei vielzelligen Algen zeigt sich dieselbe Erscheinung; so dürfte sich z. B. bei Stypocaulon das ganze Wachstum in der Scheitelzelle abspielen, und die Zellteilung erfolgt in den äußerlich schon ganz ausgewachsenen Segmenten der Scheitelzelle. Gewiß würde eine eingehende Untersuchung noch bei vielen anderen Pflanzen das gleiche Resultat ergeben. Und wunderbar ist das nicht, gibt es doch pflanzliche Organismen genug, die überhaupt keine andere Möglichkeit haben, als das gesamte Wachstum in die embryonalen Zellen zu verlegen, weil sie nur aus solchen bestehen.

Dem gegenüber steht dann ein ganz anderer Typus, der vor allen Dingen durch die höheren Pflanzen repräsentiert wird. Hier ist das Wachstum an den Spitzen des Vegetationspunktes ein äußerst träges, und die Pflanzen erreichen die definitive Länge lediglich durch Streckung von Zellen, die schon mehr oder weniger weit vom Vegetationspunktgipfel wegg[illegible] Da haben wir dann mit Sachs eine erste Wachtu[illegible] unterscheiden, in welcher die Organe angelegt werd[illegible]en ihre Streckung erfolgt, und meistens a[illegible] der die innere Aus-

bildung abschließt. Selbstverständlich sind diese Perioden, deren man auch mehr als drei unterscheiden kann (BERTHOLD 1904), durch kontinuierliche Uebergänge verbunden; dennoch sind sie so sehr voneinander verschieden, daß wir der zweiten und dritten in den nächsten Vorlesungen eine gesonderte Behandlung zuteil werden lassen müssen, nachdem wir die wichtigsten Erscheinungen der ersten heute kennen gelernt haben. Eine ausführlichere Darstellung des Vegetationspunktwachstums findet man bei SACHS (1882), sowie bei GOEBEL (1884).

Vorlesung 22.

Die Streckung.

In der Tätigkeit des Vegetationspunktes haben wir eine spezifische Eigentümlichkeit der höheren Pflanzen kennen gelernt, durch die sie sich von den Tieren wesentlich unterscheiden. Bei den Tieren erfolgt die Anlage aller Organe am Embryo, und das ganze spätere, oft viele Jahre andauernde Wachstum beruht im wesentlichen nur auf einer Vergrößerung der embryonalen Anlagen; eine fortdauernde Neubildung von Organen aus einem Rest der embryonalen Substanz, eben dem Vegetationspunkt, findet sich nur bei den Pflanzen. Wir können also auch sagen, eine normale Pflanze ist nie ausgewachsen, sie besitzt nur ausgewachsene Teile neben wachstumsfähigen. Der Unterschied zwischen Tier und Pflanze, der sich somit zeigt, ist aber nicht so durchgreifend, wie man auf den ersten Blick glauben möchte.

Wie wir gesehen haben, kann das Wachstum auf den Vegetationspunkt selbst beschränkt sein, so daß in ganz geringer Entfernung rückwärts von dessen lebhaft tätigem Scheitel die Achse schon ihre definitive Länge und Dicke erreicht hat, und die Anlagen der Seitenorgane sich schon in dem Abstand voneinander befinden, den sie auch späterhin beibehalten. In anderen Fällen aber ist das Wachstum am Vegetationspunkt selbst ein langsames, und die aus ihm hervorgehenden Organe erreichen erst in beträchtlicher Entfernung von seiner Spitze ihre oft sehr ansehnliche Zunahme an Länge und Dicke. Mit diesem Streckungswachstum wollen wir uns heute beschäftigen.

Wir beginnen mit einem Beispiel aus der Familie der Lebermoose (ASKENASY 1874). Bei Pellia epiphylla geht aus der befruchteten Eizelle im Laufe mehrerer Monate ein Sporogonium hervor, von dem uns hier nur der mittlere zylindrische Teil interessiert, der die Anlage des Stieles ist. Dieser Stiel besteht aus zahlreichen embryonalen Zellen und ist im Laufe von Monaten nur 2 mm lang geworden; nun aber, bei dem Eintritt der Sporenreife, streckt er sich plötzlich im Laufe von 3–4 Tagen auf seine 40fache Länge und hebt so die Kapsel in die Höhe. Waren die Zellen des Stiels bisher dicht mit

Protoplasma erfüllt und reichlich mit Stärke versehen, so ist nach der starken Streckung die Stärke völlig verbraucht (sie hat zur Neubildung von Zellmembran Verwendung gefunden), und das Protoplasma bildet nur einen dünnen Wandbeleg in den Zellen, die demnach jetzt im wesentlichen aus großen Vakuolen bestehen. Von besonderem Interesse ist, daß bei der sehr starken Verlängerung der Zellen keine Teilung eingetreten ist. — Das Streckungswachstum erfolgt aber nicht in der ganzen Länge des Stieles gleichzeitig und gleichmäßig, sondern unter Ausbildung einer Zone stärksten Wachstums, die nicht immer an derselben Stelle bleibt.

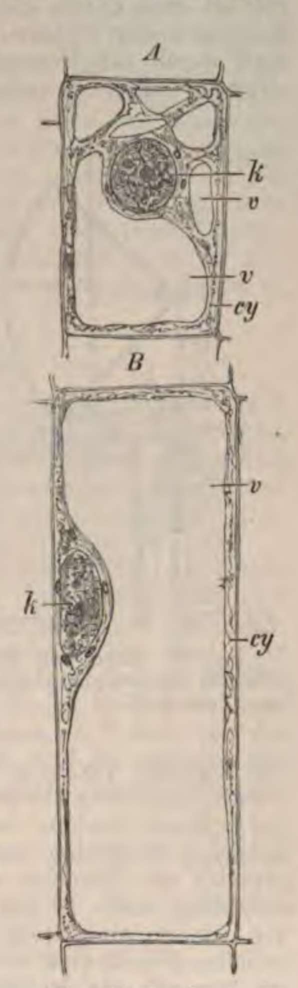


Fig. 86. Streckung der Zelle unter Zunahme der Vakuole. Vergr. 500. Aus „Bonner Lehrbuch".

Auch bei anderen niedrig organisierten Pflanzen ist ein solches Streckungswachstum bekannt geworden, so bei gewissen großen Pilzen, ferner bei vielen Algen; und sogar bei manchen einzelligen Siphoneen sind Andeutungen davon zu bemerken. Vor allen Dingen treffen wir es aber stets bei den höheren Pflanzen an, und deshalb wollen wir uns an diese halten. Die charakteristischen Züge dieser Streckung sind auch hier die folgenden: 1. Das Wachstum erfolgt höchstens anfangs noch bei gleichzeitiger Zellteilung, späterhin fehlen die Teilungen; die Zellen verlängern sich also beträchtlich. 2. Der Vergrößerung (vgl. Fig. 86) der Zellen geht eine Zunahme ihres Protoplasmas durchaus nicht parallel, dafür nimmt die Vakuole an Volumen ganz besonders stark zu, und das geschieht durch Wasseraufnahme; so kann das Wachstum schnell und „billig" ausgeführt werden. 3. Das Wachstum ist kein gleichförmiges, sondern es verläuft in einer ganz besonderen, noch zu besprechenden Weise.

Zur Messung des Wachstums dienen verschiedene Methoden, von denen wir zunächst solche betrachten, die den Gesamtzuwachs eines Organes, vor allem seine Verlängerung, zu ermitteln suchen. Für gröbere Messungen genügt der Maßstab, mit dem man die Länge des Pflanzenorgans oder seinen Abstand von einer fixen Marke feststellt. Bei genaueren Messungen, besonders wenn diese in kurzen Zeitintervallen einander folgen, bedient man sich des Mikroskops und des Okularmikrometers. Handelt es sich um vertikalwachsende Gebilde, wie Wurzeln und Sprosse, so muß der Tubus des Mikroskops horizontal gelegt werden; für solche Zwecke hat man im PFEFFERschen Horizontalmikroskop ein äußerst brauchbares Instrument. Neben einer optischer [illegible] n auch eine mechanische Vergrößerung der Zuwachse du[illegible] hanismen

vornehmen, um sich die Beobachtung zu erleichtern. Ein sehr e faches derartiges „Auxanometer“ haben wir in dem SACHSschen Zei am Bogen (Fig. 87). Eine leicht drehbare Achse trägt eine kle Rolle *r* und einen langen Zeiger *z*, der an einer Skala spielt. W von der Spitze der Pflanze ein feiner Seidenfaden über die Ro geführt und durch ein kleines Gewicht gespannt, so wird jede V längerung der Pflanze eine Drehung der Rolle bewirken, und di wird durch die Bewegung der Zeigerspitze vergrößert. Dieses strument dient in erster Linie zur Demonstration in der Vorlesu

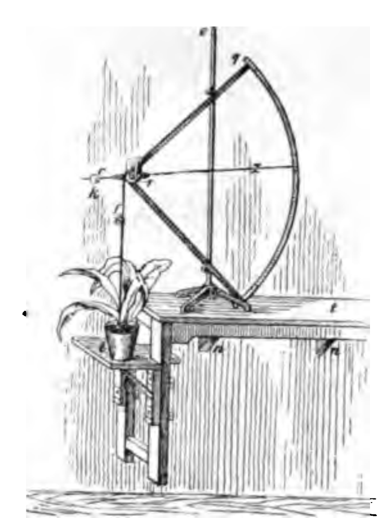


Fig. 87. Zeiger am Bogen. Aus DETMER, Kleines pflanzenphys. Praktikum, Jena 1903.



Fig. 88. Auxanometer nach PFEF Konstruiert von Mechaniker E. BRECHT, Tübingen.

Die feineren Auxanometer, die zu wissenschaftlichen Untersuchungen Verwendung finden, beruhen auf ähnlichen Prinzipien, schreiben aber zugleich die Zuwachse der Pflanze selbsttätig auf. In Fig. 88 haben wir wieder eine Rolle, die dem gleichen Zwecke dient wie im „Zeiger am Bogen“; sie ist aber diesmal mit einer größeren Rolle bunden, die ihre Bewegungen vergrößert wiedergibt. Der ü die große Rolle laufende Faden trägt dann eine Schreibfeder, wel auf einem berußten rotierenden Zylinder das Wachstum der Pfla registriert. Derartige selbstregistrierende Auxanometer sind WIESNER (1876), BARANETZKI (1879) und PFEFFER (1887) konstru worden.

Handelt es sich nicht um den Gesamtzuwachs einer Pfla sondern um die Verteilung des Wachstums an ihr und um Wachstumsgröße verschiedener Zonen, so muß man entweder du natürliche Marken begrenzte Abschnitte makroskopisch oder mil

skopisch messen, oder man bringt zuvor künstliche Marken an (meistens Tuschestriche) und beobachtet deren Abstand.

Wir wollen nun die charakteristischen Züge des Wachstums bei der Wurzel und beim Sproß kennen lernen und bemerken zuvor nur noch, daß bei allen Wachstumsmessungen für möglichste Gleichmäßigkeit aller äußeren Faktoren, ganz besonders aber der Temperatur gesorgt sein muß. Wir beginnen mit der Wurzel. Um sie bequem zu beobachten, kann man sie im Wasser wachsen lassen. Will man sie aber in ihrem natürlichen Medium verfolgen, so verwendet man mit Erde gefüllte Zinkblechkasten, die an einer Seite eine etwas geneigte Glasplatte tragen; man läßt die Wurzel dieser Platte entlang abwärts wachsen und beobachtet sie von außen. Sachs (1873) hat z. B. an einer Hauptwurzel der Keimpflanze von Vicia faba eine Zone dicht hinter dem Vegetationspunkt durch zwei feine Tuschestriche in der Länge von 1 mm markiert und fand, daß diese an aufeinanderfolgenden Tagen um die nachstehend verzeichneten Werte an Länge zugenommen hatte:

Tage:	1	2	3	4	5	6	7	8
Zuwachs in mm:	1,8	3,7	17,5	16,5	17,0	14,5	7,0	0

Die Größe des Zuwachses nimmt also anfangs langsam, dann schnell zu, hält sich eine gewisse Zeit lang auf der maximalen Höhe, um späterhin wieder zu fallen und endlich Null zu werden. Diese Erscheinung, die überall, wo man Wachstumsmessungen gemacht hat, wieder gefunden wurde, ist von Sachs (1872) als die „große Periode des Wachstums“ bezeichnet worden.

Wir markieren nun auf einer Wurzel nicht nur eine solche Querzone, sondern mehrere, indem wir, am Vegetationspunkt (der sich oft äußerlich von der Haube abhebt) beginnend, in je 1 mm Entfernung rückwärts dünne Tuschestriche machen. Bestimmt man dann am nächsten Tage den Zuwachs, so findet man, daß er bei den einzelnen Zonen gesetzmäßig verschieden ist. Einige Beispiele mögen das erläutern. Es sind im folgenden die einzelnen Zonen von der Wurzelspitze ab mit I, II, III etc. bezeichnet, und es wird der Zuwachs nach 22—24 Stunden in mm angegeben (Mittelwerte aus mehreren Messungen).

	XII	XI	X	IX	VIII	VII	VI	V	IV	III	II	I	Gesamtzuwachs
Vicia faba (Sachs 1873)	0	0	0,2	0,6	0,7	0,8	2,0	3,5	6,5	8,0	2,5	1,0	25,8
Vicia faba (Popovici 1900)	0,25	0,35	0,5	1,0	1,25	1,5	2,5	4,0	6,0	12,0	7,0	1,0	37,35
Phaseolus (Popovici 1900)	0	0,25	0,25	0,35	0,6	1,0	1.5	3,0	5,0	7,0	16,0	1,0	35,95
Erbse (Sachs 1873)	0	0	0	0	0	0,3	0,5	1,5	3,0	5,5	4,5	0,5	15,8

Es zeigt sich also in diesen verschiedenen Beispielen, daß nur einige wenige der Querzonen von 1 mm Länge in der Wurzel überhaupt in Wachstum begriffen sind, und von diesen ist die erste (I) am Anfang, die letzte (XII) am Ende der großen Periode. Um einen besseren Begriff von der periodischen Aenderung des Wachstums in den einzelnen Zonen zu bekommen, wollen wir die erste obenstehende Angabe über Vicia faba graphisch darzustellen versuchen. Wir tragen als Abszisse die Zeit in Stunden, als Ordinaten die Länge der mar-

kierten Zonen beim Beginn der Untersuchung und 22 Stunden spät ein und versuchen nun unter der Annahme, das Gesamtwachstu verlaufe gleichförmig und die Län der wachsenden Zone sei stets 10 m auf gut Glück unsere Kurven ziehen (Fig. 89), die von einer g wissen Willkürlichkeit nicht frei sin Eine solche Darstellung zeigt n jedenfalls in sehr anschaulicher Wei wie die oberen Zonen schon nach ga kurzer Zeit ausgewachsen sind, wä rend die unteren überhaupt erst na mehreren Stunden mit der Strecku beginnen. Man begreift so, daß ei bestimmte Zone, in der Figur dritte, schließlich die größte Län erreicht hat; man sieht aber au leicht ein, daß die Lage der Zo mit maximalem Zuwachs sich mit Zeit verschiebt und immer mehr die Spitze rücken muß. Um das n näher zu erläutern, wollen wir Fig. 89 auch zu Messungen benutzen und aus ihr die folgen Tabelle ableiten:

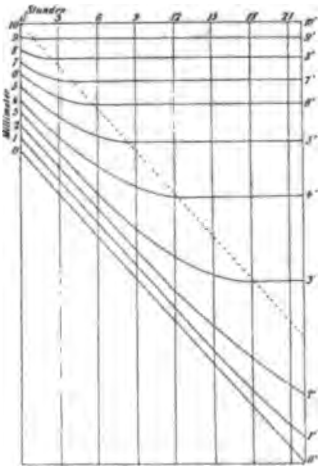


Fig. 89. Erklärung im Text.

Die Zonen von je 1 mm haben die nachstehenden Längenwe erreicht (mm):

Stunden:	0	3	6	9	12	15	18	21
X	1,0	1,2	ausgewachsen					
IX	1,0	1,5	ausgewachsen					
VIII	1,0	**1,8**	ausgewachsen					
VII	1,0	**1,8**	2,0	ausgewachsen				
VI	1,0	1,6	**2,8**	ausgewachsen				
V	1,0	1,2	**2,8**	**4,2**	4,6	ausgewachsen		
IV	1,0	1,1	1,4	3,2	**5,0**	**6,4**	ausgewachs	
III	1,0	1,0	1,2	1,4	2,2	4,4	**6,8**	**8,**
II	1,0	1,0	1,0	1,0	1,2	1,2	1,7	**3,**
I	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,2	**1,**

Es liegt also das Zuwachs m a x i m u m nach 3 Stunden in VIII. und VII. Zone, nach 6 Stunden in VI. und V.; es rü dann immer mehr vor, bis es in der 18. und 21. Stunde in Zone gefunden wird. Läßt man also zwischen zwei Messungen noch m Zeit verstreichen, so findet man schließlich die maximale Verlän rung in der Zone I. Daß nun unsere graphische Darstellung ger in diesem wichtigen Punkt der L a g e n ä n d e r u n g der Z o m a x i m a l e n Wachstums zutrifft, das geht mit Evidenz aus Messung von SACHS (1873) hervor, von denen wir hier folgende erwäh wollen:

Faba	Zuwachse in mm								
	X	IX	VIII	VII	VI	V	IV	III	II
in den ersten 6 Stunden	0,1	0,1	0,5	**1,0**	**1,0**	0,5	0,4	0,3	0,0
in weiteren 17 „	0,1	0,2	0,3	0,5	1,5	2,5	**4,1**	3,7	2,0
Faba									
nach 24 Stunden	0	0	0	0,4	0,5	1,5	3,0	**5,6**	**4,5**
nach 2×24 „	0	0	0	0,4	0,5	1,5	3,0	6,6	**15,0**
nach 3×24 „	0	0	0	0,4	0,5	1,5	3,0	6,6	**17,0**

Es leuchtet aber ein, daß dieses Vorrücken der Zone maximalen Zuwachses nach dem Vegetationspunkte ein scheinbares ist; unsere Kurven zeigen auf das deutlichste, daß die „Maximalzone" immer ungefähr die gleiche Entfernung von der Spitze hat, und wenn man die Beobachtungen in kurzen Intervallen ausführen und jedesmal eine Neumarkierung vornehmen würde, dann müßte dieses Ergebnis auch in den Messungen deutlich hervortreten. Man sieht hieraus, wie verkehrt es ist, bei der Bestimmung der „Maximalzone" längere Zeit zwischen zwei Beobachtungen verstreichen zu lassen.

Zusammenfassend können wir also sagen: die wachsende Region in der Wurzel ist auf einige Millimeter hinter dem Vegetationspunkt beschränkt. In dieser Wachstumszone macht jede einzelne Querscheibe eine große Periode des Wachstums durch; die dem Vegetationspunkt nächsten Zonen sind am Anfang, die entferntesten am Ende ihrer großen Periode.

Die Kürze der wachsenden Zone ist nun für die Wurzel von großer Bedeutung. Die Wurzel hat ja beim Eindringen in die Erde einen großen Widerstand zu überwinden, und man kann sie (SACHS 1873, 424) mit einem Nagel vergleichen, der in ein Brett getrieben werden soll. So wie bei dem Nagel aber mit zunehmender Länge die Gefahr eines Verbiegens eintritt, so ist es auch mit der Wurzel; je kürzer das wachsende Stück, desto sicherer dringt sie ein. Wenn wir an das Eindringen der Wurzel in die Erde denken, dann erscheint uns auch die zugespitzte Form des von der Wurzelhaube bedeckten Vegetationspunktes zweckmäßig, und wir begreifen nachträglich, warum die Seitenwurzeln erst in einiger Entfernung hinter der Spitze, also in längst ausgewachsenen und in der Erde ruhenden Wurzelpartien, zur Entfaltung kommen. Sie würden, wenn sie am Vegetationspunkt selbst entständen, dem Eindringen der Wurzel in den Boden Schwierigkeiten bereiten, oder sie müßten etwa eine Art von „Knospe" bilden — denn tatsächlich sehen wir ja auch Stammknospen, insbesondere bei Keimlingen, die Erde durchbohren.

Wurzeln, die nicht in der Erde leben, vor allem die langen Luftwurzeln vieler Lianen und Epiphyten zeigen, wie schon SACHS (1873) fand und WENT (1895) neuerdings bestätigte, eine sehr viel größere Wachstumszone. So fand WENT z. B. bei einem Philodendron eine Wachstumszone von 40 mm. In dieser Beziehung schließen sich solche Luftwurzeln an die Sprosse an, mit denen wir uns alsbald beschäftigen wollen.

Wir fragen zuvor nur noch, wie sich das Gesamtwachstum der Wurzel gestaltet, das aus der Summe der Zuwachse der einzelnen Zonen resultiert, und das auch äußerlich in dem Vorrücken der Wurzelspitze im Raum bemerklich wird. Wir nahmen oben an, es verlaufe gleichförmig, und deshalb haben wir die unterste Linie unserer Kurven (Fig. 89) als Gerade ausgezogen. In der Tat hat ASKENASY (1890) gezeigt, daß Maiswurzeln mit relativ sehr gleichförmiger Geschwindigkeit wachsen; er erhielt bei ungefähr $^1/_2$-stündigen Beobachtungen die folgenden, je auf eine Stunde berechneten Zuwachse:

Zuwachse in Mikrometerskalenteilen ($1 = ^1/_{21}$ mm)

Stunden	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Wurzel 1	34,0	27,0	30,0	29,5	36,0	35,0	38,0	31,0	33,5
Wurzel 2	32,5	34,5	37,9	34,5	33,0	33,6	33,0	—	—

Als relativ gleichförmig müssen diese Zuwachse deshalb bezeichnet werden, weil bei anderen Objekten zumeist sehr viel größere Schwankungen beobachtet werden, Schwankungen, für die irgend welche Ursachen nicht bekannt sind, und die man „stoßweise Aenderungen des Wachstums“ zu nennen pflegt. — Wird die Beobachtung einer Wurzel nicht nur mehrere Stunden, sondern Tage oder Wochen lang fortgesetzt, so zeigt sich auch im Gesamtzuwachs eine „große Periode“ (PEDERSEN 1874); die Wurzel wächst nicht unbegrenzt.

Der Vegetationspunkt des Sprosses ist (vgl. BERTHOLD 1904), wie wir gesehen haben, umhüllt von Blättern, die ihm im Wachstum vorausgeeilt sind und so die „Knospe“ bilden. Bei vielen einjährigen Pflanzen und Stauden und bei manchen Bäumen findet am Vegetationspunkt den ganzen Sommer hindurch die Anlage neuer Blätter und der zugehörigen Stengelteile statt; sie gehen sofort nach ihrer Anlage in Streckung über. Anders bei den meisten Bäumen. Da werden innerhalb der Niederblätter, die als Knospenschuppen funktionieren, im Laufe des Sommers und des Herbstes in langsamem embryonalem Wachstum sämtliche Sproßteile angelegt, die erst im nächsten Jahre „entfaltet“ werden; das embryonale und das Streckungswachstum sind hier scharf getrennt. So sieht man z. B. im Herbst bei vielen Coniferen nach Entfernung der Knospenschuppen einen mehrere Millimeter langen grünen Kegel, der mit kleinen, schraubig angeordneten Auszweigungen bedeckt ist: es ist die Anlage eines ganzen Sprosses, der sich im nächsten Jahr im Laufe weniger Wochen streckt. Bei anderen Bäumen kehren dieselben Verhältnisse wieder, doch sind die Knospen meist nicht so leicht zu untersuchen, wie etwa bei der Fichte. Die Streckung aber wird manchmal sogar in einigen Tagen vollzogen (Buche).

Die Fälle, in denen das Wachstum im wesentlichen nur in der Streckung der im vorigen Jahre angelegten Teile besteht, sind die einfacheren, und mit ihnen beginnen wir; aber auch da sind noch zwei Typen zu unterscheiden (ROTHERT 1894). Es kann sich nämlich der ganze Sproß als einheitliche Masse verhalten und in allen Teilen annähernd gleichmäßig wachsen, oder er kann sich in wenig wachsende Knoten und stark wachsende Internodien gliedern. Als Beispiel für die ungegliederten Sprosse können die Coniferen dienen. Die Knospenachse der Fichte verlängert sich im Frühjahr zunächst in ihrer ganzen Länge gleichmäßig und wird so etwa fünfmal so lang, als sie im Winter war; auf die Weise erreicht sie etwa $^1/_{10}$ ihrer definitiven Länge. Bei der ferneren Streckung bildet sich aber eine Zone maximalen Wachstums aus; diese liegt zuerst an der Basis des Sprosses und rückt allmählich nach der Spitze vor. Genauere Messungen dürften zeigen, daß jede einzelne Zone eines Fichtenzweiges bei der Streckung eine große Periode durchmacht und daß auch das Gesamtwachstum des Fichtenzweiges eine solche aufweist. In Fig. 90 ist die große Periode für die Entwicklung des Sprosses von Fritillaria graphisch dargestellt; die gleiche Figur zeigt aber, daß das Wachstum keineswegs immer in dieser Weise erfolgen muß. Die Blütenschäfte von Taraxacum (MIYAKE 1904) z. B., die freilich nur ein einziges Internodium ausbilden, weisen zwei große Wachstumperioden auf, die durch eine Wachstumsretardation getrennt sind; letztere fällt auf die Blütezeit, und mit Beginn der Fruchtbildung erfolgt dann erneutes Wachstum. Eine auffällige Analogie zu diesem Beispiel zeigt der einzellige Sporangienträger von Phycomyces (ER[illegible] [illegible]4), der

mit der Ausbildung des Sporangiums eine Wachstumshemmung erfährt und dann in die zweite große Periode eintritt, die eine viel ansehnlichere Streckung ergibt als die erste.

Vergleichen wir nun mit diesen Beispielen einen Laubbaum, etwa die Roßkastanie, so finden wir in dessen Knospenachse ebensoviele Wachstumszonen, als Internodien vorhanden sind, und diese sind durch die nicht oder wenig wachsenden Knoten voneinander getrennt. Jedes einzelne Internodium macht dann selbständig seine große Periode durch, aber über die Verteilung des Wachstums an ihm ist wenig bekannt.

Komplizierter wird die Sache, wenn der Zweig nicht nur Streckungswachstum bereits angelegter Teile hat, sondern wenn zu den schon vorhandenen fortwährend vom Vegetationspunkt her neue Stücke zukommen und in Streckung übergehen. Ist der Sproß un-

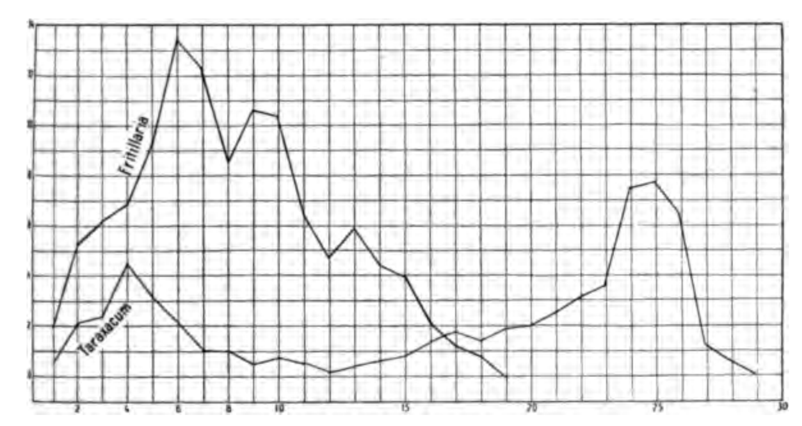


Fig. 90. Graphische Darstellung des Wachstums. Blütenschaft von Taraxacum. Nach MIYAKE (1904). Sproß von Fritillaria. Nach SACHS (1872). Die Abszisse gibt die Tage an, die Ordinaten das tägliche Wachstum in Millimetern.

gegliedert, wie z. B. der von Asparagus, Linum, so dürfte sich das Wachstum wesentlich in der gleichen Weise vollziehen wie an der Wurzel: es ist eine einzige Wachstumszone vorhanden und in dieser ein einziges Maximum. Ein Unterschied gegenüber der Wurzel liegt dann nur darin, daß die Wachstumszone viel länger ist. Wir kennen Sprosse mit wachsenden Zonen von 10 cm, ja selbst von 40—50 cm Länge; und in diesen langen Wachstumszonen liegt dann auch das Maximum in viel größerer Entfernung vom Vegetationspunkt als bei der Wurzel.

Als Beispiel für einen Sproß mit deutlicher Gliederung und mit fortwachsender Spitze können wir Chara oder Nitella betrachten. Diese hochorganisierten Algen wachsen mit terminaler Scheitelzelle. Jedes aus der Scheitelzelle hervorgehende Segment zerfällt in zwei Zellen; die obere ist bikonkav und wird unter mehrfacher Teilung zum Knoten, die untere bikonvexe bleibt einzellig und wird zum Internodium. Der Knoten behält ungefähr die Länge bei, die er bei seiner Anlage hatte, bei Nitella etwa 0,02 mm (ASKENASY 1878), das Internodium dagegen streckt sich manchmal auf das 2000fache

seiner ursprünglichen Länge. Betrachtet man die Längenverhältnisse successiver Internodien an einem lebhaft wachsenden Sproß, so findet man folgende Werte (ASKENASY 1878):

Internodien	1	2	3	4	5	6	7	8
Länge in mm	0,02	0,07	0,16	0,45	3,33	14,0	33,5	35,0

Macht man die nicht unwahrscheinliche Annahme, daß ein Internodium nach gleichen Zeitintervallen ähnliche Längen annimmt, wie sie die aufeinanderfolgenden Internodien hier zeigen, so würde das einzelne Internodium folgende große Periode aufweisen (Zuwachse in Millimetern in gleichen Zeitabschnitten):

0,05 0,09 0,29 2,88 10,77 19,5 1,5

Tatsächlich hat man denn auch anderwärts an gegliederten Sprossen beobachten können, daß jedes einzelne Internodium seine selbständige große Periode durchmacht. In jedem findet man auch an einer bestimmten Stelle eine Maximalzone, und vermutlich rückt diese in ähnlicher Weise, wie wir das beim ganzen Fichtensproß notiert haben, von der Basis nach der Spitze fort oder umgekehrt von der Spitze nach der Basis. Es kommt aber nicht selten vor, daß die Stelle des Stengels, an der die Maximalzone sich zuletzt findet, nicht nur eine einfache Streckung vorhandener Zellen erfährt, sondern daß da für längere Zeit fortgesetzt Zellbildung und Zellstreckung eintritt. Es ist also in jedem einzelnen Internodium ein Stück von dem primären Vegetationspunkt übrig geblieben, und dieses funktioniert als interkalarer Vegetationspunkt weiter. Freilich läßt sich zwischen lokalisierter Streckung und interkalarem Vegetationspunkt keine sichere Grenze finden.

Es frägt sich nun, wie fällt der Gesamtzuwachs im Stengel aus, wenn er aus der Tätigkeit mehrerer selbständiger Wachstumszonen resultiert? Es ist bekannt, daß manchmal 3—4, in anderen Fällen aber auch bis zu 50 Internodien gleichzeitig in Streckung begriffen sind. Das Ergebnis ihrer Gesamttätigkeit kann eine einheitliche, gleichmäßige Wachstumskurve sein, es kann aber auch ganz anders ausfallen (ROTHERT 1894). Wenn nämlich nur wenige Internodien in Streckung begriffen sind, dann kann es vorkommen, daß ein jüngeres Internodium mit seiner Streckung erst einsetzt, nachdem das ältere dieselbe ganz oder fast ganz beendet hat, und dann bekommen wir ein periodisches Anschwellen und Abschwellen der Wachstumkurve, also „stoßweise Aenderungen", wie sie vorhin schon berührt wurden. Solche sind überhaupt fast überall gefunden worden, sie verdanken aber zweifellos nicht nur der eben erwähnten Ursache ihre Entstehung. Sehr auffallend treten diese stoßweisen Aenderungen beim Wachstum von Bambusa (KRAUS 1895) auf, wie die nebenstehende Kurve (Fig. 91) zeigt.

Am Blatt endlich kann man schon während seines embryonalen Wachstums gewöhnlich zwei Partien unterscheiden, den Blattgrund und das Oberblatt. Aus dem Oberblatt geht die Spreite hervor, der Blattgrund wird entweder zu einer Blattscheide, oder er bildet nur die Ansatzfläche des Blattes an den Stamm, und diese kann im erwachsenen Zustand in Gestalt scharf differenzierter Gebilde („Blattpolster") auftreten. Soweit der Blattgrund dem Stengel ansitzt, muß er auch dessen Streckungswachstum folgen, und so sehen wir den erwachsenen Stengel der Coniferen, besonders deutlich z. B. den der

Fichte, mit den Blattpolstern dicht besetzt. In allen Fällen, wo die Blätter in der gleichen Weise dicht gedrängt angelegt werden, muß wohl der Blattgrund in ähnlicher Art dem Streckungswachstum des Sprosses folgen, wie bei den Coniferen. Freilich sieht man äußerlich sehr häufig nichts von ihm, insbesondere können ausgeprägte Polster ganz fehlen. Trotzdem wird eine eingehende Untersuchung dieselben wohl überall nachweisen, wo nicht von vornherein am Vegetationspunkt eine freie Stammoberfläche zwischen den Blattanlagen erhalten bleibt.

Zwischen Blattgrund und Spreite pflegt vielfach am erwachsenen Blatt noch ein sehr ausgeprägter Teil, der Blattstiel, aufzutreten, der ganz allgemein durch interkalares Wachstum einer Gewebszone von minimaler Ausdehnung zwischen Oberblatt und Blattgrund entsteht, und zwar erst, wenn das Oberblatt in seiner Entwicklung weit vorgeschritten ist. Vom Wachstum des Oberblattes haben wir schon früher gehört, daß es anfangs immer auf Spitzenwachstum beruht.

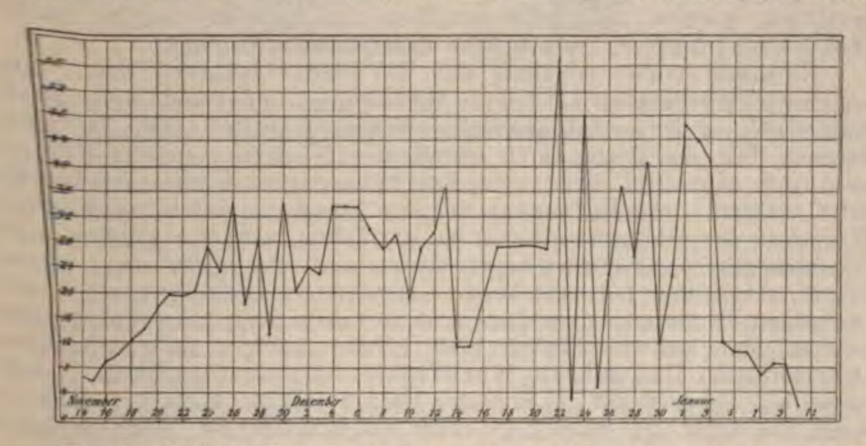


Fig. 91. Täglicher Zuwachs (cm) eines Bambushalmes in Buitenzorg vom 13. Nov. 1893 bis 10. Januar 1894. Nach Kraus, 1895, Taf. 20.

Nur in einigen wenigen Fällen dauert aber das Spitzenwachstum längere Zeit fort, gewöhnlich ist es längst erloschen, noch ehe die Anlage aller Teile erfolgt ist, oder wenigstens ehe ihre Streckung beginnt. Unter den Filicineen sind bei Gleichenia und Lygodium Blätter mit eventuell mehrjährig tätigem apikalen Vegetationspunkt bekannt, und bei unseren gewöhnlichen Farnen mag es wohl vorkommen, daß am Vegetationspunkt noch neue Fiedern gebildet werden, während die basalen sich schon entfalten. Daß unter den Phanerogamen ähnliches vorkommt, könnte man nach den Mitteilungen Raciborskis (1900) vermuten, der bei gewissen Meliaceen (Guarea, Chisocheton) Blätter angibt, deren Spitze lange Zeit neue Blattfiedern produzieren soll. Nach Sonntag (1887) besitzt aber das Blatt von Guarea nur ein kurzes Scheitelwachstum, während dessen es eine beschränkte Anzahl von Fiedern anlegt, die sich teils in der ersten, teils auch erst in der zweiten Vegetationsperiode entfalten. Demnach fehlt also die vermutete Aehnlichkeit mit den Farnen, oder genauer gesagt, [illegible] hränkt sich auf eine langsame und rein akropetale I[illegible], die auch anderwärts vorkommt.

Vielfach treffen wir freilich auch eine ganz andere Art der Blattentfaltung: die Spitze geht zuerst in den Dauerzustand über. Dies ist z. B. der Fall bei vielen Lianen, bei denen eine oft besonders gestaltete und besonderen Funktionen dienende Spitze (Vorläuferspitze, RACIBORSKI 1900) lange vor der übrigen Blattlamina fertig wird. Auch bei den langgestreckten Monokotylenblättern pflegt die Streckung basipetal vorzuschreiten, meist unter Ausbildung eines ausgesprochenen interkalaren Vegetationspunktes an der Basis. Diese Wachstumsverteilung ergibt sich z. B. aus den folgenden Zahlenwerten; sie sind die 14-tägigen Zuwachse der je 2,5 mm langen Zonen, die auf dem Blatt der Zwiebel abgetragen wurden (STEBLER 1878):

	Blattscheide		Blattbasis					Blattspitze	
Zone	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
Zuwachs	7,9	26,4	25,1	48,1	30,1	19,0	16,7	10,4	1,4

Interkalare Wachstumszonen finden sich überhaupt bei Blättern sehr häufig; wir können aber den Einfluß, den sie auf die Blattgestaltung nehmen, hier nicht schildern und verweisen auf die morphologische Literatur, insbesondere auf GOEBEL, Organogr.

Es wurde früher erwähnt, daß die Blätter während ihres embryonalen Wachstums besondere Gestaltungen annehmen, die teils mechanisch, teils auch biologisch verständlich sind. Wenn im einfachsten Fall das Blatt durch verstärktes Wachstum auf der Unterseite sich schützend über den Vegetationspunkt herübergekrümmt hatte, so muß diese Krümmung bei der Streckung durch vermehrtes Wachstum der Oberseite wieder ausgeglichen werden. Solches ungleichseitiges Streckungswachstum findet sich aber nicht nur, wenn es gilt, von früher her bestehende Krümmungen, Faltungen etc. auszugleichen, sondern es tritt gar nicht so selten auch bei ungekrümmten Anlagen auf, verwandelt also gerade Anlagen in gekrümmte Dauerformen. Daß nun die Wurzelspitze oder das Sproßende nicht geradlinig, sondern auf gekrümmter Bahn durch den Raum geschoben wird, das sieht der Physiologe öfter als ihm lieb ist; denn solche, aus kleinen Unregelmäßigkeiten im Wachstum verschiedener Flanken resultierende Krümmungen, die man als Nutationen bezeichnet hat, wirken häufig bei Versuchen recht störend. Wir kommen bei anderer Gelegenheit auf sie zurück.

Fragen wir nun, wie groß eigentlich die Zuwachse sind, die man bei Pflanzen beobachtet hat, so lautet die Antwort: außerordentlich verschieden. Es hat deshalb nur Sinn, einige Beispiele besonders großen Zuwachses anzuführen. Wir stellen im folgenden für einige Pflanzen die maximalen Zuwachse in einer Minute zusammen:

Dictyophora (Pilz)	(MÖLLER 1895)	5	mm
Staubgefäße von Gramineen	(ASKENASY 1879)	1,8	"
Bambusa	(KRAUS 1895)	0,4	"
Coprinus (Pilz)	(BREFELD 1877)	0,225	"
Botrytis (Pilz)	(REINHARDT 1892)	0,034	"

Das sind Zuwachse, von denen es wenigstens die größeren ermöglichen, ohne Anwendung des Mikroskops ein Fortrücken des Pflanzenteils im Raum zu beobachten. Wissenschaftlichen Wert können aber diese Angaben nicht beanspruchen, denn die eigentliche Wachstumsgeschwindigkeit, d. h. der Zuwachs der Längeneinheit in der Zeiteinheit, wird durch sie nicht zum Ausdruck gebracht. Bei Bambusa ist die wachsende Zone sehr groß (mehrere

Zentimeter), bei Botrytis ist sie nur 0,02 mm lang; wenn also erstere einen 10mal so großen Zuwachs in der Minute erfährt als die letztere, so ist doch ihre Wachstumsgeschwindigkeit eine viel geringere. Zur Charakterisierung der Wachstumsgeschwindigkeit sind demnach prozentische Angaben nötig. Die folgende Tabelle gibt den Zuwachs in Prozent der Wachstumszone pro Minute nach BÜCHNER (1901):

Pollenschläuche von Impatiens Hawkeri	220	Proz.
" " " Balsamina	100	"
Mucor stolonifer, Hyphen	118	"
Botrytis "	83	"
Gramineenstaubgefäße	60	"
Bambusasproß	1,27	"
Bryoniasproß	0,58	"

Man kann auch die Zeit angeben, welche nötig ist bis zur Erreichung eines bestimmten Zuwachses, z. B. von 100 Proz. (= Verdoppelung der Länge).

1. Botrytis	1	Minute
3. Bakterien	20—30	Minuten
2. Gramineenstamina	2—3	"
4. Fabawurzel	ca. 180	"

Aus der Wachstumsgeschwindigkeit und der Größe der wachsenden Zone kann man die definitive Verlängerung eines Pflanzenteiles erst dann bestimmen, wenn man auch die Wachstumsdauer kennt. Durch die Variation dieser Faktoren ist die Größe der Pflanzen bestimmt, die, wie jedermann weiß, zwar in mannigfacher Weise von äußeren Faktoren abhängt, aber doch eine spezifisch verschiedene ist. Draba verna erlangt im Laufe einer Vegetationsperiode Dimensionen von einigen Zentimetern, Ricinus oder Helianthus annuus ist nach Metern zu bemessen; Calluna vulgaris bleibt im Laufe von Jahrzehnten ein kleiner Strauch, während Eucalyptusbäume die Höhe des Straßburger Münsters erreichen (vgl. S. 74). Eine bestimmte Größe gehört so gut zu den spezifischen Eigenschaften eines Organismus wie seine Blattgestalt etc.; auch ist die ganze Organisation einer Pflanze derart, daß sie nur mit einer gewissen Größe verträglich ist. Das hat SACHS (1893) in überaus anziehender Weise auseinandergesetzt, indem er zeigte, was für ein unmögliches Mißgebilde etwa eine Marchantia sein würde, die in allen ihren Teilen 50mal vergrößert oder verkleinert wäre.

Wir haben uns bis jetzt darauf beschränkt, die Streckung der am Vegetationspunkte angelegten Teile in der Längsrichtung zu betrachten[1]). Jede mikroskopische Untersuchung zeigt aber, daß auch ein Dickenwachstum stattfindet. Der Durchmesser der fertigen Wurzel, des fertigen Stengels z. B. ist größer, oft beträchtlich größer als unmittelbar am Vegetationspunkt. Das geht z. B. schon aus unserer Fig. 80 hervor, die nach unten zu eine Zunahme des Durchmessers der periklinen Zellreihen zeigt. Das Dickenwachstum ist viel weniger eingehend untersucht worden als das Längenwachstum, doch sind alle wesentlichen Züge, die wir beim Längenwachstum kennen

1) BERTHOLD (1904) hat neben der Streckung auch eine „Dehnung" als [illegible]he Wachstumsperiode hervorgehoben. Er versteht darunter die „Auf[illegible] manche Parenchymzellen des Blattes, der Wurzel und der Stamm[illegible] nachdem das ganze Organ in der Längsrichtung ausgewachsen ist. [illegible]" mit dem im folgenden besprochenen primären Dickenwachstum [illegible]ögen wir nicht a[illegible]

gelernt haben, auch bei ihm wiedergefunden worden. Vor allen Dingen hat man auch eine ausgesprochene „große Periode“ konstatiert. Im übrigen unterscheidet man auf Grund der anatomischen Verhältnisse ein primäres und ein sekundäres Dickenwachstum. Das primäre ist von allgemeinster Verbreitung und beruht auf der Vergrößerung aller lebenden Zellen, insbesondere der Parenchymzellen, wobei anfangs noch Zellteilung eintritt, die späterhin unterbleibt. Nicht selten beginnt das primäre Dickenwachstum erst nach Vollendung des Längenwachstums in stärkerem Maße, und FRANK (1892) stellte z. B. fest, daß ein in der Längenrichtung fertiges Internodium der Sonnenblume seinen Durchmesser noch ungefähr auf die fünffache Größe bringt (URSPRUNG 1906, SCHELLENBERG 1907). Viele Pflanzenorgane, die gerade in der Querrichtung beträchtliche Dimensionen aufweisen, so z. B. viele Früchte, Knollen etc. dürften durch ein solches primäres Dickenwachstum ihre Form erhalten. In gewissen Pflanzengruppen, vor allen Dingen bei den Dikotylen und Gymnospermen, findet sich aber noch ein anderer Modus des Dickenzuwachses, der als sekundäres Dickenwachstum bezeichnet wird, und durch den die Jahre und selbst Jahrhunderte fortdauernde Verdickung von Stamm und Wurzel bewirkt wird. Der Unterschied zwischen primärem und sekundärem Dickenwachstum liegt jedoch nicht etwa in der Dauer, denn bei den Palmen (und wohl auch bei den Baumfarnen) kennen wir ein viele Jahre andauerndes primäres Streckungswachstum; vielmehr ist das sekundäre Dickenwachstum dadurch ausgezeichnet, daß es von einer als Cambium bezeichneten Interkalarzone, einem besonderen Vegetationspunkt, vermittelt wird. Das Cambium geht, soweit es im Gefäßbündel gelegen ist, von einer Gewebemasse aus, die bei der Ausbildung des Bündels zwischen Gefäßteil und Siebteil übrig bleibt, die nicht in Dauergewebe übergeht, sondern embryonalen Charakter beibehält. Dieser Teil des Cambiums ist also ein Rest des Vegetationspunktes. Tritt er allein auf, so wachsen nur die Gefäßbündel in die Dicke. Meist aber kommt ein sog. Interfascicularcambium hinzu, d. h. gewisse Zellen der Markstrahlen, die durchaus den Charakter von Dauergewebe hatten, kehren zum embryonalen Zustand zurück und bilden Cambialbogen aus, die sich an die schon bestehenden Cambien ansetzen. Auf die Art entsteht im Querschnitt eines zylindrischen Organs ein kreisförmiger, geschlossener interkalarer Vegetationspunkt, der lebhaft und andauernd neue Gewebe produziert. Da fasciculares und interfasciculares Cambium die gleichen Fähigkeiten aufweisen, so kann die direkte oder indirekte Entstehung aus dem Vegetationspunkt keine Bedeutung besitzen. Die gewöhnlichen Parenchymzellen sind eben Zwischenglieder zwischen embryonalen und Dauerzellen, wir können wohl sagen, sie behalten am längsten, häufig ihr Leben lang, eine gewisse Befähigung zu Neubildungen, nur kommen sie nicht immer dazu, von dieser Befähigung Gebrauch zu machen. — Während man beim Dickenwachstum zwischen sekundär und primär scharf zu unterscheiden pflegt, tut man das beim Längenwachstum nicht; eine genauere Ueberlegung zeigt aber, daß die interkalaren Vegetationspunkte z. B. an der Basis der Monokotylenblätter oder an der Basis mancher Internodien mit dem gleichen Rechte als sekundäre Gebilde bezeichnet werden könnten, wie das Cambium. Man könnte also auch von sekundärem Längenwachstum reden.

Ehe wir das Streckungswachstum verlassen, haben wir noch auf

eigentümliche Erscheinungen, auf Beziehungen zwischen Längenwachstum und Dickenwachstum aufmerksam zu machen. Bei raschem Längenwachstum kann eine Abnahme des Durchmessers, beim Dickenwachstum eine Abnahme der Länge eintreten. Eine freilich nur unbedeutende Verringerung des Durchmessers gibt z. B. ASKENASY (1879) für die Gramineenfilamente an, die sich im Laufe einer Viertelstunde durch Wasseraufnahme auf ihre 4-fache Länge strecken. Der umgekehrte Prozeß findet sich jedenfalls sehr viel häufiger; er wurde von BERTHOLD (1882) bei Antithamnion gefunden, und er ist bei den Wurzeln sehr verbreitet; bei diesen (DE VRIES 1880, RIMBACH 1897) folgt unmittelbar auf die starke Längsstreckung, unter Dickenzunahme wieder eine Abnahme der Länge um 10—70 Proz. Diese Abnahme kommt durch Formänderung g e w i s s e r, nicht a l l e r Zellen zustande. Durch die, übrigens noch nicht genügend aufgeklärte Tätigkeit der aktiven Zellen werden andere Gewebe, so die Rinde und die Gefäße, die sich nicht verkürzen können, in Falten gelegt. — Die Bedeutung dieser Wurzelkontraktion ist eine sehr große. Sie bewirkt es z. B., daß die Blätter vieler „Rosettenpflanzen“ trotz des andauernden Längenwachstums des Stammes doch immer dem Boden angedrückt sind, sie bedingt und reguliert das Eindringen vieler Knollen und Zwiebeln in eine bestimmte Tiefe der Erde, sie erhöht schließlich auch die Befestigung der Pflanze im Boden, da durch straffe Wurzeln eine größere Stabilität erzielt wird als durch schlaffe.

Vorlesung 23.

Innere Ausgestaltung. — Zweckmäßigkeit. — Ursachen des Wachstums.

Mit SACHS haben wir drei Wachstumsperioden unterschieden, deren erste die Organe nach einem gewissen Grundriß s c h a f f t, während die zweite ihre a b s o l u t e und r e l a t i v e G r ö ß e herstellt; in der dritten Periode endlich, zu deren Betrachtung wir jetzt übergehen, wird die innere Struktur der Pflanze ausgebildet. Diese drei Perioden sind, wie schon bemerkt, zeitlich nicht scharf voneinander geschieden, insbesondere setzt die dritte wohl stets schon vor Vollendung der ersten ein, aber sie erreicht ihren Abschluß erst nach der zweiten.

Wenn der Vegetationspunkt vielzellig ist, so sind seine Zellen gewöhnlich durch dichten Protoplasmagehalt, große Kerne und Mangel an Vakuolen ausgezeichnet. Auch an Vegetationspunkten, die nur einen Teil einer Zelle ausmachen (Siphoneen, Mucoraceen) findet man meist besonders auffallende Protoplasmamassen. Man hielt deshalb vielfach diesen Protoplasmareichtum für eine wesentliche Eigenschaft der embryonalen Zellen, an die ihre spezifische Befähigung geknüpft sein sollte. Eine Reihe von Tatsachen zeigt aber, daß diese Auffassung

... fand z. B. NOLL (1903), daß die Tätigkeit des
... punktes der ... ganz unabhängig von der Gegen-
... Plasmaansammlung ist: auch stellte er fest, daß
... der Vegetationskuppe sich vom übrigen Protoplasma
... da sie in dieses überfließt und aus diesem er-
... ist bei zahllosen niederen Pflanzen jede Zelle
... und hier pflegt hier der Plasmagehalt ein mäßiger
... also der gewöhnliche Bau der Zellen eines Vege-
... anderen Grund haben. PFEFFER (Phys. II, S. 7)
... der Protoplasmareichtum darauf berechnet sein
... Streckungswachstum sehr schnell, ohne Neubildung
... nur durch Wassereinlagerung, ausgeführt werden

...llen des Vegetationspunktes gehen nun bei höheren
...zellen von differentem Aussehen und ungleicher Funk-
... Ausbildung erfolgt bei den einzelnen Organen zu
... Zeiten. Während z. B. in einem sich streckender
... definitive Struktur zwar noch nicht vollendet, aber
... Grundzügen schon zu erkennen ist, pflegt sie sich i
...ater, oft erst lange nach Vollendung der Streckung
... gewisse Elemente, nämlich solche mit sehr feste
...r wachstumsfähiger Membran, können naturgemäß ers
...dung der endgültigen Länge auftreten, während um
...efäße gewöhnlich allen anderen Elementen vorauseilen
... Wandung nicht mehr oder nur beschränkt wachstums
... zeigen sie besondere Einrichtungen, die ihre passiv
...ließlich freilich auch ihre Zerreißung, begünstigen. Ih
...ten ist offenbar notwendig, weil schon das Wasserbedürfni
...ionspunkten nur durch solche kontinuierliche Wasser
...ckt werden kann.

...en wir den Uebergang der embryonalen Zellen zu Dauer
...menten im einzelnen beschreiben, so hätten wir die Grund
...flanzenanatomie hier einzuschalten; wir müssen uns aber
...weisung auf die Spezialliteratur, insbesondere auf HABER
...hys. Anat.), auf die Andeutung einiger Prinzipien be
...

... Uebergang der embryonalen Zelle des Vegetationspunkte
...gewebszelle bemerkt man Veränderungen in der Membra
... Inhalt der Zelle. Die Membran stellt durch Flächen
...m die definitive Form der Zelle her, und sie erhält bei
...wachstum ihre Skulptur und ihre bestimmte chemisch
...enheit.

...nächst hat uns die Form, der Umriß der Zellen zu beschä
Waren sie am Vegetationspunkt annähernd isodiametrisc
...sen sie mit dem Streckungswachstum längsgestreckt werde
...nicht durch fortwährende Querwandbildung die ursprünglich
... immer wieder hergestellt wird. Die relative Länge, d.
...rhältnis zwischen Länge und Durchmesser, kann noch durc
...iche Längsteilungen gesteigert werden. Sehr häufig tritt dan
...treben nach Abrundung der Zellen zutage; dabei werde
..., denen eine Querwand unter 90° ansaß, derartig gebroche
... nunmehr 3 Wände unter 120° an einem Punkt zusammentreffe
...erdem pflegt vielfach in Ecken, Kanten oder gar auf größer

Ausdehnung eine Spaltung der Mittellamelle aufzutreten; so entstehen die meist lufterfüllten Interzellularen, die untereinander kommunizieren und eine hervorragende Wichtigkeit für den Gaswechsel der Pflanze besitzen. Alle diese Vorgänge der Abrundung sind vielleicht in erster Linie durch den osmotischen Druck im Zellinnern zu erklären, dem gegenüber sich die Zellwand passiv verhält (ZIMMERMANN 1893). Aber auch aktives lokalisiertes Membranwachstum ist ein mächtiger Faktor der Gestaltung. Wie aus den Epidermiszellen, so können gelegentlich auch aus inneren, an einen lufterfüllten Raum angrenzenden Zellen Ausstülpungen, Haare, hervorwachsen. Die Gefäßlumina können, durch Auswachsen der benachbarten Zellen, mit „Thyllen", die sich aneinander abplatten, ausgefüllt werden, und auch sonst können im Verlauf der Entwicklung eintretende Spalten (z. B. in zersprengten Sklerenchymringen) durch wuchernde Zellen geschlossen werden. Aber selbst im dichten Gewebeverband können einzelne Zellen lokales Flächenwachstum zeigen und sich z. B. mit ihrer Spitze zwischen benachbarten Elementen durchdrängen, indem sie deren Mittellamelle zerspalten und auf den Membranen gleiten. Am deutlichsten sieht man ein derartiges Wachstum, das man mit KRABBE (1886) als gleitendes Wachstum bezeichnet, an den langgestreckten Elementen des Holzes der Bäume, die sich bei ihrem Spitzenwachstum nicht selten gabeln. Solange dieses Wachstum auf das Ende der Zellen beschränkt bleibt, ist es ohne weiteres verständlich; eine Lockerung des Gewebeverbandes tritt ja bei solchen ganz lokalen Membranspaltungen nicht ein. Nun ist aber das gleitende Wachstum offenbar sehr viel verbreiteter (NATHANSOHN 1898, JOST 1901, STRASBURGER 1901), als man früher annahm, und in gewissen Fällen, wie am Ansatz der Aeste, muß das Gleiten der Zelle in großer Ausdehnung auf der Nachbarzellwand stattfinden; es müssen sich ganze Zellen zwischen zwei vorher im Kontakt befindliche Zellen hineindrängen. Da aber doch stets ein fester Zusammenhang zwischen den Elementen eines Gewebes erhalten bleibt, so versteht man nicht recht, wie das gleitende Wachstum zustande kommt. Diese Unklarheit kann uns aber an der Annahme des gleitenden Wachstums nicht irre machen. In der Tat sehen wir, daß auch Autoren, die sie früher bekämpft haben, jetzt für sie eintreten (HABERLAND, Phys. Anat. S. 70; hier auch gute weitere Beispiele).

Nach den Angaben von NATHANSOHN (1898, S. 682) käme ein gleitendes Wachstum nicht nur zwischen einzelnen Zellen, sondern auch zwischen ganzen Geweben vor. So soll an einer Wurzel, die zunächst eingegipst war, nach dem Entfernen des Gipses das zentrale und das periphere Parenchym lebhaft gewachsen sein, während die Netzgefäße unverändert blieben. Das Parenchym mußte also auf dem Gefäßstrang gleiten. Solche Vorkommnisse sind aber offenbar nicht sehr häufig. Denn obwohl benachbarte Gewebe gar nicht selten eine große Differenz im Wachstumsbestreben aufweisen, so kommt es da doch nicht zu gleitendem Wachstum, sondern zu einer Spannung, die unter dem Namen „Gewebespannung" bekannt und in lebhaft wachsenden, jugendlichen Geweben weit verbreitet ist.

Eine in wachsenden soliden Internodien bestehende Längsspannung läßt sich leicht demonstrieren, wenn man bei Sambucus, Dahlia oder Helianthus mit dem Korkbohrer das Mark von der Peripherie trennt. Nach Zurückziehen des Bohrers zeigt sich, daß jetzt

das Mark länger ist, als der peripherische Hohlzylinder (Fig. 92 *1*). Messung zeigt, daß der letztere sich verkürzt hat, während sich das Mark verlängert hat. Schneidet man aus einem solchen Internodium eine mittlere, einige Millimeter dicke Lamelle heraus, so kann man diese bequem der Länge nach in Streifen zerlegen, deren jeder nur aus einer bestimmten Gewebeart besteht. So läßt sich Epidermis, Rinde, Holz und Mark leicht voneinander trennen, und man kann auch durch Messung feststellen, um wieviel Prozent sich jedes dieser Gewebe verlängert oder verkürzt. Setzt man die ursprüngliche Länge = 100, so ergeben sich z. B. für Nicotiana tabacum (nach SACHS Lehrbuch, S. 768) folgende Dimensionsänderungen:

No. des Internodiums I = das jüngste	Längenänderung in Proz. Epidermis	Rinde	Holz	Mark
III—IV	— 2,9		— 1,4	+3,5
V—VI	— 2,9	— 1,3	— 0,8	+2,7
VII—IX	— 2,7	— 2,1	— 0,0	+3,4
X—XII	— 1,4	— 0,5	— 0,0	+3,4
XIII—XV	— 1,05	— 0,0	?	+4,0

Es zeigt sich also bei allen Geweben eine Verkürzung, nur das Mark verlängert sich. Das Mark war also im intakten Internodium komprimiert (positiv gespannt, Druckspannung), die übrigen Gewebe gedehnt (negativ gespannt, Zugspannung). Am weitesten geht die Dehnung in der Epidermis, schwächer ist sie in der Rinde, noch schwächer im Holzkörper. Gegenüber der Epidermis ist also die Rinde und gegenüber der Rinde das Holz positiv gespannt. Jede Schicht ist gegenüber der nächstinneren negativ, gegenüber der nächstäußeren positiv gespannt. Die obige Tabelle gibt ein Einzelbeispiel solcher Spannungen: zu ihrer Ergänzung sei aber noch nachgetragen, daß die maximale Rindenverkürzung bei SACHS 5,9 Proz. die maximale Markverlängerung 8,7 Proz. beträgt. — Daß die Gewebespannung eine Folge der verschiedenen Turgeszenz antagonistischer Gewebe ist, ergibt sich aus folgenden Versuchen.

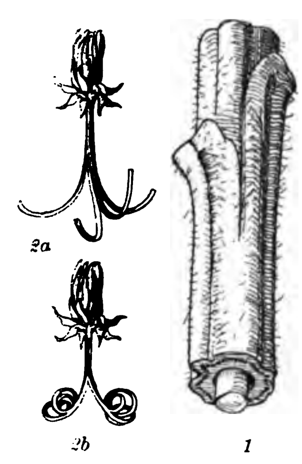


Fig. 92. *1* Sproß von Helianthus annuus nach Entfernung der Blätter; Mark mit dem Korkbohrer von der Peripherie getrennt. *2* Blütenstand von Taraxacum. Stiel der Länge nach übers Kreuz gespalten. *a* Sofort nach dem Spalten, *b* nach Einlegen in Wasser.

Spaltet man einen Stengel durch zwei Längsschnitte übers Kreuz, so müssen die vier Teile sich notwendigerweise so krümmen, daß das Mark seinem Expansionsbestreben folgend zur Konvexseite wird. Macht man den gleichen Versuch mit einem hohlen Stengel, etwa dem Blütenschaft von Taraxacum (Fig. 92 *2*), so tritt die gleiche Krümmung ein, weil auch hier die peripherischen Gewebe negativ gegen die weiter innen liegenden gespannt sind. Bringt man nun einen solchen gespaltenen Stengel in Wasser, so nimmt die Krümmung zu, weil die Zellen sich jetzt voll mit Wasser sättigen und ihrem Ausdehnungsbestreben folgen können. Namentlich hohle

Stengel machen dabei oft so starke Krümmungen, daß sie sich schraubig aufrollen müssen (Fig. 92 *2 b*). Legt man umgekehrt den Stengel sofort nach der Spaltung in eine plasmolysierende Lösung, so geht die Krümmung zurück und geht sogar eventuell in eine schwache gegenläufige Krümmung über. Hat dagegen der gespaltene Stengel zunächst in Wasser gelegen und wird er dann erst plasmolysiert, so kann man die Krümmung nicht mehr ganz beseitigen, weil sie jetzt schon durch das Wachstum fixiert ist.

Untersuchen wir nun die Verbreitung der Gewebespannung. In der geschilderten Weise tritt sie ebensogut in stark wachsenden Internodien wie in Blattstielen auf. Gehen wir von den in Streckung befindlichen Teilen nach dem Vegetationspunkt zu, so verschwindet die Spannung; sie beginnt erst mit der Gewebedifferenzierung. Ebenso fehlt sie den ausgewachsenen Teilen meist völlig. Eine Ausnahme machen nur die sog. Gelenke bei manchen Blättern, so bei den Leguminosen und Oxalideen (vgl. Vorl. 32). Dies sind polsterartige Verdickungen, die man z. B. an der Blattbasis der Bohne gut erkennen kann. Ein Querschnitt durch das Polster zeigt ein zentrales Gefäßbündel (*g* Fig. 93), umgeben von Parenchym. Schneidet man eine Längslamelle aus dem Polster, so tritt das Expansionsbestreben der Rinde gegenüber dem in Zugspannung befindlichen Gefäßbündel schon durch die Vorwölbung der ursprünglich geraden oberen und unteren Schnittflächen zutage (Fig. 93, *1*). Wird die Rinde vom Gefäßbündel getrennt, so krümmt sie sich konkav nach innen (93 *2* rechts), wird sie selbst noch einmal längshalbiert, so wenden beide Teile sich ihre Konvexseiten zu (93 *2* links). Es hat also ein mittlerer Teil der Rinde das stärkste Expansionsbestreben.



Fig. 93. Blattpolster von Phaseolus. Nach SACHS, Vorlesungen S. 771. *1* Längslamelle, *2* dieselbe zerschnitten, *3* Querschnitt, *g* Gefäßbündel.

Fig. 94. Wurzel von Dipsacus. Nach DE VRIES (1880). *a* Mittlere Längslamelle, *b* desgl., etwas länger und dünner, durch Schnitte im Cambium und in der Mittellinie gespalten.

Auch in der Wurzel existiert in einiger Entfernung vom Vegetationspunkt eine recht beträchtliche Gewebespannung. An einer Längslamelle aus dem ausgewachsenen Teil bemerkt man Expansionsbestreben einmal im Zentrum, dann in der äußeren Peripherie. Die Cambiumzone ist negativ gespannt. Entsprechend fallen dann die Krümmungen aus, wenn die Lamelle in vier Teile zerschnitten ist (Fig. 94). Die Folge des Kontraktionsbestrebens in der Cambialschicht haben wir schon S. 345 besprochen.

Neben der Längsspannung ist eine Querspannung zu nennen, die sich vor allem an solchen Teilen der Pflanze zeigt, die sekundär in die Dicke wachsen. Entfernt man an einer Querscheibe die Rinde im Cambium und sucht sie dann wieder an ihre alte Stelle zu bringen, so zeigt sich, daß sie zu eng geworden ist; sie hat sich kontrahiert.

Die Größe der Gewebespannung hat keinen konstanten Wert, vielmehr zeigt sich eine auffallende Periodizität, die vor allem von Kraus (1881, 1895) studiert worden ist. Das Maximum fand er am frühen Morgen, das Minimum am Nachmittag. Da diese Periodizität zweifellos auf äußere Faktoren zurückzuführen ist, so beschäftigt sie uns an dieser Stelle nicht.

Zum Schluß bemerken wir, daß die Gewebespannung die Festigkeit der pflanzlichen Organe ganz beträchtlich erhöht. Sie muß das aus denselben Gründen, wie durch die osmotische Spannung der Haut an der Einzelzelle eine größere Festigkeit erzielt wird. Es ist anzunehmen, daß hierin die Bedeutung der Gewebespannung für die Pflanze liegt. — Man hat früher die Gewebespannung mit großem Eifer studiert und erwartete von solchen Studien Aufschlüsse über verschiedene physiologische Erscheinungen. Die Erwartungen sind aber nicht in Erfüllung gegangen und deshalb wollen wir uns nicht länger bei diesen Dingen aufhalten, sondern wieder zur Differenzierung der Zellen am Vegetationspunkt zurückkehren.

Neben der Form der Zelle ist die Beschaffenheit ihrer Membran von Wichtigkeit. Auf die Differenzen, die in chemischer und physiologischer Hinsicht in den Zellhäuten zur Ausbildung gelangen, können wir hier nicht eingehen, dagegen soll uns die Skulptur der Zellhaut zum Teil beschäftigen. Selten ist die Zellwand gleichmäßig verdickt. Die Formen der ungleichen Verdickung wollen wir hier nicht aufzählen, wir wenden unser Augenmerk vielmehr den Tüpfeln zu, d. h. den Stellen, die weniger verdickt bleiben als ihre Nachbarschaft. Das auffallendste an den Tüpfeln ist zweifellos die Tatsache, daß sie im allgemeinen miteinander korrespondieren, daß also an zwei Nachbarzellen auf der gemeinsamen Scheidewand die Schließhäute der Tüpfel die gleichen sind. Wenn diese gemeinsamen Scheidewände nun immer durch Zellteilung entstanden wären, dann schiene uns das Korrespondieren der Tüpfel noch nicht so merkwürdig. Die Tüpfel könnten ja zur Zeit der Wandbildung schon angelegt werden, sie könnten Beziehungen zu den Spindelfasern haben, die von einem Pol des sich teilenden Kernes bis zum anderen reichen. Korrespondierende Tüpfel finden sich aber auch in solchen Zellwänden, die erst später miteinander in Berührung gekommen sind, so z. B. zwischen Milchröhren und ihrer Umgebung — und diese Milchröhren sind durch gleitendes Wachstum in diese Umgebung gelangt — ferner bei Thyllen (Strasburger 1901). Wie kann nun die eine Thyllenzelle Kenntnis davon haben, daß die benachbarte einen Tüpfel ausbildet? Aller Wahrscheinlichkeit nach geht der Tüpfelbildung etwas anderes voraus: eine Durchbohrung der jungen Zellhaut durch eine ganze Gruppe von äußerst feinen Löchern, durch die dann die Protoplasten der Nachbarzellen zusammenhängen. Diese Plasmabrücken oder Plasmodesmen, die in ausgedehntem Maße bei höheren und niederen Pflanzen und auch in den Geweben der Tiere nachgewiesen worden sind (vgl. besonders Kuhla 1900, Strasburger 1901, A. Meyer 1902) haben offenbar eine sehr große Wichtigkeit für das Leben der Pflanze. Sie machen es den Zellen möglich, einen weitgehenden Stoffaustausch zu unterhalten (vgl. S. 194) und sie dürften auch vielfach die Bahnen zur Uebermittelung der Reize (Vorl. 39) sein. Durch sie wird der Pflanzenkörper, der durch die Zellwände in Tausende von einzelnen Ka geteilt ist, wieder zum einheitlichen Organismus. Jedenfalls

man das so oft hervortretende einheitliche Reagieren der Gesamtpflanze, das ein **verschiedenes** Reagieren der Einzellzelle bedingt, sehr viel besser, wenn ein einziger Protoplasmakörper die Gesamtpflanze durchsetzt (KUHLA 1900).

Wenn nun auch manche Plasmabrücken die ungetüpfelte Wand durchsetzen, so findet sich doch ihre Hauptmasse gruppenweise in den Tüpfeln, und wir sind überzeugt, daß sie die Ursache der Korrespondenz der Tüpfel sind. Ein Bild einer getüpfelten Zelle mit Plasmodesmen entnehmen wir STRASBURGER (Fig. 95 u. 96).

Neben den feinen Kommunikationen, die durch die Plasmodesmen hergestellt sind, finden sich auch gröbere Plasmaverbindungen, die nach Auflösen der ganzen Schließhaut in bestimmten Zellen, nämlich den **Siebröhren**, auftreten. Der Unterschied ist natürlich nur ein

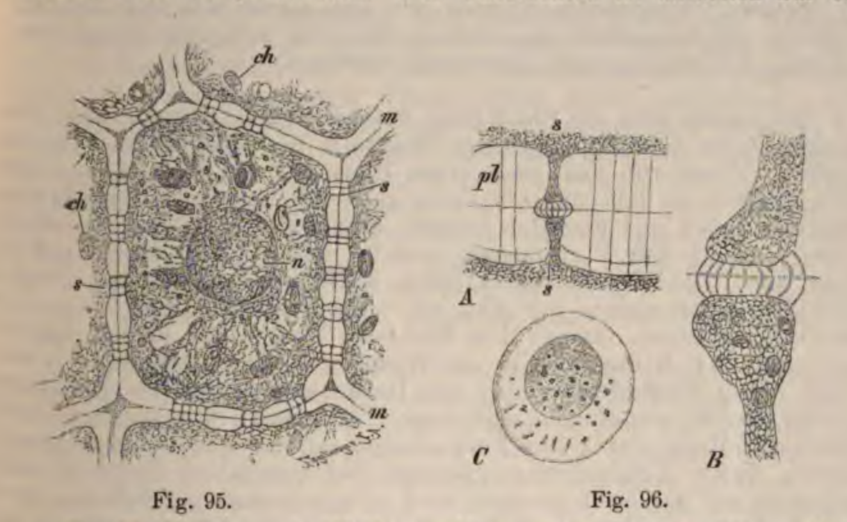


Fig. 95. Fig. 96.

Fig. 95. Zelle aus der Rinde von Viscum album. Vergr. 100. *n* Kern, *ch* Chloroplasten, *s* Schließhaut der Tüpfel, von Plasmodesmen durchsetzt, *m* die etwas aufgequollene Zellhaut. Aus „Bonner Lehrbuch".

Fig. 96. Phytelephas. Endosperm. *A* Tüpfel, *s* mit Plasmodesmen in der Schließhaut, *pl* isolierte Plasmodesmen. Vergr. 375. *B* Schließhaut bei 1500facher Vergr. *C* Schließhaut in der Fläche. Vergr. 1500. Aus „Bonner Lehrbuch".

gradueller. Man hat sich aber gewöhnt, die Siebröhren als **Zellfusionen** den Einzelzellen gegenüber zu stellen. Man nimmt also an, daß durch die groben Verbindungen die Individualität der Zelle aufgehoben sei. Zellfusionen treten uns dann auch bei der Ausbildung der Tracheen entgegen, bei denen die Kommunikation zwischen den einzelnen Gliedern der Fusion eine noch weitere ist.

Mit Erwähnung der Plasmodesmen und der Zellfusionen sind wir unmerklich von der Zellwand zum Zellinhalt übergegangen, durch dessen verschiedenartige Ausbildung eine Fülle von Zellformen geschaffen werden, die in differenter Weise funktionieren. Wir erwähnen nur, daß in den Organen der Wasserleitung, den Gefäßen (S. 78), der lebende Inhalt ganz verschwindet und durch Wasser und Luft
während bei typischen Zellen bald mehr das Protoplasma
ten, besonders den Cloroplasten, bald mehr die Vakuole

zur Ausbildung gelangt. Zu einer eingehenden Besprechung diese Verhältnisse liegt hier kein Grund vor.

Die Zellen treten nun in der Pflanze zu Geweben zusammei In der Regel in der Weise, daß gleichartige auf weite Strecken ai zutreffen sind. Im Gegensatz dazu stehen dann die sog. Idio blasten, die vereinzelt in die sonst homogenen Gewebe eingelage sind. Als Idioblasten treten uns vielfach die Sekretbehälter en gegen oder auch isolierte Sklerenchymzellen, endlich die sog. innere Haare. Es wäre Aufgabe der Entwicklungsphysiologie, die Ursache dafür aufzudecken, warum eine bestimmte Zelle, die doch aller Wah scheinlichkeit nach auch anders sich hätte entwickeln können, zu Idioblasten wird. Ueberhaupt wäre die Anordnung der Zellen i den gröberen Organen, die ja evident eine gesetzmäßige ist, kaus zu erklären. Einstweilen können wir nur sagen, daß sich die G webe in die Symmetrie des Ganzen, die auch äußerlich an der A ordnung der Seitenglieder hervortritt, einfügen.

Wir haben jetzt die Entstehung der äußeren Gliederung und d inneren Baues einer komplizierten Pflanze in den Grundzügen kenn gelernt. Wenn wir nun auch einen Blick auf die Funktion d Teile werfen, so fällt uns vor allem auf, daß eine innige Beziehu zwischen dieser und dem Bau besteht. Wir wissen ja schon aus de ersten Teil unserer Vorlesungen, daß bei der höheren Pflanze nic mehr alle Teile die gleiche Leistung vollführen, wie es bei eine einzelligen Organismus der Fall ist. Wir haben in der Wurz das Organ erkannt, das aus dem Erdboden Wasser und lösliche Sal aufnimmt. Wir haben auch in den Wurzelhaaren die speziellen Wer zeuge dieser Stoffaufnahme aus dem Boden kennen gelernt. Es ka keinem Zweifel unterliegen, daß diese Haare durch ihre große Obe flächenentfaltung, durch ihre Verwachsung mit den Bodenpartikelche endlich durch Ausscheidung gewisser Substanzen zu dieser Sto aufnahme auf das beste geeignet sind. Die gewonnenen Stoffe werd zum Teil erst in den oberirdischen Organen der Pflanze gebrauc oder verbraucht, und so sehen wir besondere Leitstränge im Inne der Wurzel entwickelt, die mit den Leitsträngen des Sprosses engster Fühlung stehen. Vor allem handelt es sich dabei um G fäße, d. h. Zellen, die den sonst wesentlichsten Inhalt, das Prot plasma, verloren haben und nur noch aus hohlen Röhren bestehe in denen das Wasser hinströmt wie in den Röhren unserer Wass leitungen.

Eine ganz andere Funktion hat das Laubblatt. Es ist d Träger des Chlorophyllfarbstoffes, durch den aus Kohlensäure Kohl hydrate gebildet werden. Dazu ist, wie wir bewiesen haben, d Sonnenlicht unentbehrlich. So sehen wir denn das Chlorophyll einer dünnen Fläche dem Sonnenlicht exponiert; wir können d flächenförmige Gestalt des Blattes begreifen, als bedingt durch d Funktion [1]). Wir verstehen, daß das Blatt eine so ganz andere G stalt hat, als die Wurzel. Mit der Vergrößerung seiner Fläche u mit der Ausbreitung am Licht steigt aber notwendig die Verdunstu Dementsprechend ist das wasserleitende Gewebe im Blatt im exq

1) SACHS (Vorlesungen S. 618 ff.) hat in sehr interessanter Weise ausgefüh wie die wesentlichsten Organisationsverhältnisse der höheren Pflanzen durch d Chlorophyll bedingt sind.

sitesten Maße ausgebildet. Damit aber die Verdunstung nicht Dimensionen annehme, die dem Leben des Blattes schädlich werden könnten, existieren wieder zahllose Einrichtungen zum „Transpirationsschutz", auf welche früher hingewiesen wurde.

Wenden wir uns drittens zum Stengel, so ist er der Vermittler zwischen Blatt und Wurzel: er hat die von der Wurzel aufgenommenen Stoffe zum Blatt zu befördern und umgekehrt die im Blatt gebildeten Substanzen weiter zu leiten. Er hat aber auch die ganze Last des oberirdischen Pflanzenkörpers zu tragen, seine eigene sowohl, wie die der Seitenorgane. Und wenn wir da nicht an eine kleine, einjährige Draba verna, sondern an einen mehrhundertjährigen Eichbaum denken, so sehen wir ein, daß das Maß der Festigkeit des Stammes ein sehr bedeutendes sein muß. Nun hat ja jede Zelle allein vermöge der Spannung ihrer Membran durch den osmotisch wirkenden Zellsaft eine ziemliche Festigkeit. Diese schwankt aber mit der Wasserzufuhr, und an heißen Sommertagen ist die Turgeszenzfestigkeit durch gesteigerte Transpiration schnell vernichtet. Alle umfangreicheren Landpflanzen haben dem entsprechend noch ein besonderes mechanisch wirkendes Gewebesystem, die derbwandigen Sklerenchymzellen. Wir verdanken SCHWENDENER (1879) den Nachweis, daß diese Sklerenchymmassen so angeordnet sind, wie sie ein geschulter Ingenieur anbringen würde, um mit geringem Materialaufwand eine große Leistung zu erzielen. Sie fehlen auch nicht den Blättern, den Wurzeln, aber sie sind dort anders verteilt, da diese Organe mechanisch anders in Anspruch genommen werden, als die Stämme.

Wir haben uns bei dieser Skizzierung auf die Vegetationsorgane beschränkt, haben auch bei ihnen nur einige der allercharakteristischsten Punkte herausgegriffen. Das Resultat aber, zu dem wir kommen, beansprucht ganz generelle Bedeutung: Wo wir hinblicken, sehen wir die Struktur der Glieder in vollkommener Weise ihrer Funktion „angepaßt". Kein Zweifel, daß auch die Zelle einer Alge ihren Funktionen angepaßt ist, da aber dort alle Funktionen in einer Zelle vereinigt sind, so kennen wir die feineren Organe nicht, können deren Angepaßtsein nicht so im einzelnen verfolgen. Man weiß nicht, worüber man mehr staunen soll — darüber, daß bei der höheren Pflanze eine so weitgehende „Differenzierung" des Körpers, eine so sinnfällige „Arbeitsteilung" eingetreten ist, oder darüber, daß eine einzelne Zelle im Grunde genommen dasselbe zu leisten vermag, wie der komplizierte aus Millionen von Zellen bestehende Apparat einer höheren Pflanze.

Die Arbeitsteilung hat aber auch noch eine Folge von weittragender Bedeutung für die differenzierte Pflanze, auf die wir an dieser Stelle aufmerksam machen wollen. Ob die zwei durch Teilung entstandenen Zellen einer Alge vereinigt bleiben oder nicht, ist für sie völlig gleichgültig. Ganz anders bei einer Blütenpflanze: hier sind die einzelnen Teile, die makroskopisch sichtbaren Glieder, sowie die erst unter dem Mikroskop erkennbaren Zellen, einzeln gar nicht existenzfähig. Ein Blatt für sich genommen, etwa vom Sturm abgerissen, geht bald zugrunde — es kann zwar organische Substanz bilden, aber es verdorrt aus Wassermangel. Eine Wurzel kann zwar nach Entfernung des Sprosses noch Wasser und Nährsalze aus dem Boden nehmen, a[illegible] bald ihr Wachstum ein, weil es ihr an

organischen Baustoffen fehlt. Eine isolierte Sklerenchymfaser ist ebens
wie eine aus dem Organismus herausgelöste Trachee ein totes un
sinnloses Gebilde. Nur in der Verbindung der Teile zum Ganzen könne
die Teile richtig funktionieren und das Ganze gedeihen. Damit sin
also Beziehungen der Teile untereinander, Korrelationen kon
statiert, die eine notwendige Folge der Arbeitsteilung sind. Di
Korrelationen sind aber von viel größerem Einfluß auf die Gesta
der Pflanze, als man nach diesen Erörterungen glauben könnte (vg
Vorl. 26).

Neben der Anpassung an die Funktion zeigt sich auch ein
Anpassung an die äußere Umgebung bei der Pflanze. Wenn w
Pflanzen betrachten, die zusammen einen eigenartigen Standort b
wohnen, so finden wir bei ihnen ein gemeinsames Gepräge, auc
wenn sie zu ganz verschiedenen Familien gehören, phylogenetisc
gar nicht näher miteinander verwandt sind. Bei genauerer Unte
suchung erweisen sich dann gewöhnlich die gemeinsamen Züge i
Bau als zweckmäßig, als Anpassungen an diesen Standort. S
sind die Wüstenpflanzen, die mit Schwierigkeiten in der Wasse
versorgung zu kämpfen haben, mit zahllosen Transpirationsschut
vorrichtungen versehen: sie haben eine geringe Oberfläche, inde
sie die Blätter verkümmern lassen und die Assimilationsfunktion de
Stamm übertragen (Kakteen, Euphorbien); weiter verdicken sie d
Kutikula, versenken die Spaltöffnungen und bedecken sich auf d
Oberfläche mit Wachsschichten oder Haaren. Auf der anderen Sei
sehen wir vielfach Einrichtungen bei ihnen, die eine möglichst au
giebige Aufnahme des Wassers erlauben, wenn sich ihnen solch
darbietet; vor allem pflegen sie ein mächtiges und tiefgehendes Wurze
system auszubilden.

Im schroffsten Gegensatz zu diesen „Xerophyten" stehen d
„Hydrophyten" (Wasserpflanzen), ganz besonders die untergetauchte
auf deren Betrachtung wir uns hier zunächst beschränken. Sie könne
Wasser mit der ganzen Körperoberfläche aufnehmen und haben kei
Transpirationsverluste zu befürchten. Dementsprechend tritt die Wurz
als wasseraufnehmendes Organ ganz zurück; wenn sie überhaupt vo
handen ist, so dient sie nur zur Befestigung im Boden; das wasse
leitende Gewebe ist in starker Rückbildung begriffen; die Kutiku
ist dünn und durchlässig; auch das mechanische Gewebe verschwind
oft ganz. Dafür aber haben die submersen Wasserpflanzen Schwieri
keiten in ihrem Gaswechsel. Sie können Gase nur aus dem umgebende
Wasser beziehen, und damit im Zusammenhang steht zweifellos d
enorme Oberflächenvergrößerung der Blätter, die durch Ausbildur
zahlloser feiner Zipfel erzielt wird. Besonders die im Schlamm ve
senkten Wurzeln und Rhizome müssen nun von oben her mit de
nötigen Sauerstoff versehen werden, und so erweisen sich die auße
ordentlich weiten Interzellularräume, die bei allen Hydrophyten au
treten, als nützlich — Spaltöffnungen dagegen, die bei Landpflanze
die normalen Eingangspforten für Gase darstellen, fehlen den unte
getauchten Pflanzen ganz.

Es ist nun eine bekannte Tatsache, daß manche Pflanzen i
Wasser und auf dem Lande wachsen können, und daß sie sic
in den beiden Medien ganz verschieden entwickeln; man unterscheide
eine „Landform" und eine "Wasserform". Bei Polygonum amphi
bium z. B. bildet das Rhizom im Wasser lange, schief aufsteigend

Stengel, die oben einige langgestielte Blätter tragen, deren herzförmig-breitlanzettliche, lederartige Spreite auf dem Wasserspiegel schwimmt; die ganze Pflanze ist kahl und glatt. Auf dem Lande wachsen die Stengel aufrecht, die Blätter sind schmal-lanzettlich, gar nicht gestielt, runzlich und teilweise behaart. Wasserform und Landform kann aber gleichzeitig aus zwei Zweigen eines und desselben Rhizoms erzogen werden. — Bei Ranunculus aquatilis hat die Wasserform außerordentlich feinzerteilte Blätter und lange Internodien, die Landform kurze Internodien und breitere Blattzipfel; ganz besonders auffallend aber sind die anatomischen Unterschiede zwischen den Wasserblättern und den Landblättern; die Landblätter sind straff, tragen Spaltöffnungen und haben ihr Assimilationsgewebe dorsiventral angeordnet; die Wasserblätter sind schlaff, haben keine Spaltöffnungen, und das Assimilationsgewebe ist radiär. Man kann aber auch bei dieser Pflanze einen Stengel der Landform durch Kultur in Wasser direkt in die Wasserform überführen. — Da nun — was jetzt nicht näher ausgeführt werden soll — die Wasserformen und die Landformen offenbar jeweils für ihr Medium zweckmäßig organisiert sind, so haben wir es also auch hier mit Anpassungen, genauer gesagt mit einem „Sichanpassen“ der Pflanze zu tun. Ebenso wie hier die Anpassung an einen oder mehrere äußere Faktoren erfolgt, so kann sie in anderen Fällen, die wir jetzt nicht besprechen wollen, an eine bestimmte Funktion erfolgen, an eine neue Funktion, die abweicht von der, die der betreffende Pflanzenteil für gewöhnlich zu leisten hat.

Was uns von all den aufgeführten Erscheinungen in erster Linie interessiert, ist die Tatsache, daß der Pflanzenkörper keine bestimmte, ein für allemal gegebene Gestalt besitzt, sondern daß er veränderlich ist. Es ist nun die Aufgabe der Physiologie, die Ursachen der Veränderungen aufzudecken. In sehr vielen Fällen ist es denn auch gelungen, gewisse äußere Faktoren als diese Ursachen zu erkennen, während wir anderwärts innere, uns wenig bekannte Ursachen zur Erklärung herbeiziehen müssen. — Es wäre aber durchaus irrig, glauben zu wollen, daß auf jede Veränderung der Außenwelt die Pflanze zweckmäßig reagiere. In zahllosen Fällen ist zudem die Frage, ob die eintretende Reaktion zweckmäßig oder unzweckmäßig sei, sehr dem subjektiven Ermessen anheimgegeben. Für den Physiologen ist diese Frage überhaupt ziemlich nebensächlich; er will nur die Ursachen einer Gestaltung erkennen, während der Biologe nach ihrem Zweck frägt.

Da nun aber ein zweckmäßiges Reagieren der Pflanze sehr häufig nicht geleugnet werden kann, so hat man darin etwas für den Organismus Charakteristisches sehen wollen und hat neuerdings wieder mit besonderem Interesse die Frage verfolgt, ob auf organischem Gebiet (insbesondere beim „Formwechsel“) die Geschehnisse denselben Kräften entspringen, den gleichen Gesetzen folgen, wie auf anorganischem, oder ob wir hier besondere Verhältnisse anzunehmen haben. Um diese Alternative zu unterscheiden, müssen wir den Erörterungen der folgenden Vorlesungen etwas vorausgreifen. Wir werden sehen, daß jede Veränderung an einem Organismus ein Vorgang ist, der niemals durch eine einzelne, sondern stets durch eine Mehrzahl von Ursachen bedingt ist. Dadurch werden aber die Erscheinungen ganz außerordentlich kompliziert, und die Wahrschein-

lichkeit, sie je mathematisch-mechanisch darstellen zu können, wird recht gering, wenn wir an gewisse Erfahrungen in anderen Wissenschaften denken. Bekanntlich kann die Astronomie mit größter Genauigkeit die Bahn eines Körpers berechnen, der sich nach dem Anziehungsgesetz um einen zweiten Körper bewegt; kommt aber noch ein dritter Körper hinzu, der die Bahn des ersten beeinflußt, so kann diese zwar empirisch immer noch recht genau festgestellt werden, sie ist aber streng mathematisch nicht mehr zu behandeln. Wenn wir dann auf die meteorologischen Erscheinungen hinweisen, so zweifelt niemand daran, daß sie nach einfachen physikalischen Gesetzen sich vollziehen; sie sind demnach auch im Prinzip vollständig verständlich, aber eine Erklärung im einzelnen, oder eine Berechnung eines meteorologischen Zustandes im voraus, wird wohl nie erzielbar sein. Wenn also in einer Wissenschaft nur das für erklärt gilt, was in Mechanik aufgelöst ist, dann wäre es geradezu vermessen, hoffen zu wollen, daß wir zu einer physikalischen Erklärung des Lebens je gelangen könnten. Aber wir könnten wenigstens, wie die Meteorologie, zu einem prinzipiellen Verständnis gelangen. Allein es gibt auch in der unbelebten Natur Erscheinungen genug, die einer Rückführung auf mechanische Ursachen spotten, so vor allen Dingen alle Qualitätserscheinungen. Die Eigenschaften der Elemente sind unbegreiflich und unerklärbar; noch unbegreiflicher aber ist es, daß die Verbindungen neue Eigenschaften annehmen, die man nicht aus der Kombination der Element-Eigenschaften herleiten kann. Wir können nun durchaus nicht behaupten, die Eigenschaften der belebten Materie seien prinzipiell von denen der unbelebten verschieden, wir können nur sagen, das Verständnis ist uns für beide gleichmäßig verschlossen. Es kann sich also überhaupt nicht um eine mechanische Erklärung des Lebens handeln, höchstens um eine physikalisch-chemische (ALBRECHT 1901).

Manche Erscheinungen, die wir kennen lernen werden, legen es uns aber nahe, einen Vergleich der Organismen nicht nur mit komplexen Erscheinungen der unbelebten Welt, sondern auch in einer anderen Richtung zu ziehen. Wir können beim Geschehen an der Pflanze immer innere und äußere Ursachen unterscheiden; nur wenn beide zusammenwirken, kommt die Entwicklung oder eine andere Leistung zustande (CL. BERNARD, Leçons). Betrachten wir z. B. die Keimung einer Bohne! Dieselbe findet nur statt, wenn gewisse äußere Faktoren gegeben sind: es muß eine gewisse stoffliche Beschaffenheit des Mediums vorliegen, in dem die Entwicklung stattfinden soll, es muß Wasser und Sauerstoff vorhanden sein; ferner muß eine passende Temperatur herrschen; in späteren Stadien wenigstens muß auch für genügende Beleuchtung gesorgt sein. Die Mitwirkung der inneren Faktoren sehen wir daran, daß dieselben äußeren Bedingungen an einem scheinbar nicht veränderten, aber durch lange Aufbewahrung getöteten Samen keine Entwicklung hervorrufen können, ferner daran, daß aus dem Bohnensamen immer eine Bohne, aus dem Erbsensamen dagegen eine ganz anders gestaltete Pflanze hervorgeht. Irgend eine dieser vielen Ursachen als Hauptursache des Geschehens herauszugreifen, ist immer willkürlich.

Auch in unseren Maschinen kommt die Leistung nur durch Wechselwirkung zwischen inneren und äußeren Ursachen zustande. Die spezifische Leistung der Maschine hängt von der Anordnung ihrer

Teile ab, und nur wenn diese Teile planmäßig ineinander greifen, können sie richtig funktionieren. Soll aber die Maschine Arbeit leisten, so dürfen die äußeren Faktoren nicht fehlen; so muß z. B. in der Dampfmaschine der Dampf mit einer gewissen Spannung in den Kolben eintreten. Man hat deshalb sehr häufig die Organismen mit den Mechanismen verglichen, und dieser Vergleich trifft auch weiter noch zu, wenn man die Bedeutung jedes einzelnen Faktors für die Arbeitsleistung betrachtet. In der Pflanze wie in der Maschine kann man einmal solche Faktoren unterscheiden, die direkt die Energie für die geleistete Arbeit liefern, und daneben andere, die man als Auslösungen bezeichnen kann. Die Oeffnung des Hahnes, der den Dampf in die Maschine einströmen läßt, ist eine solche Auslösung; ebenso das Abdrücken eines Gewehres. In beiden Fällen steht der Fingerdruck, der aufgewendet werden muß, in gar keinem Verhältnis zu der Arbeitsleistung im Mechanismus; er löst nur eine präexistierende Energie aus, er läßt vorhandene Energie Arbeit leisten. Die Arbeit wird im einen Fall von der Spannung des Dampfes, im anderen zunächst von der Feder des Gewehrs und dann von der chemischen Spannkraft des Pulvers getan. In der Pflanze sind nur wenige Fälle bekannt, in denen ein äußerer Faktor direkt die Energie für das Geschehen liefert, z. B. das Sonnenlicht bei der CO_2-Assimilation, der Zucker bei der Ernährung der heterotrophen Pflanzen; in weitaus den meisten Fällen wirkt die Außenwelt nur auslösend — als „Reiz“, wie man zu sagen pflegt (PFEFFER 1893) — und die Arbeit wird durch Energien getan, die im Pflanzeninnern gespeichert sind. Besonders häufig kommt es in der Pflanze vor, daß eine ausgelöste Bewegung eine zweite auslöst etc., und daß so zwischen der sichtbaren Auslösung und dem sichtbaren Erfolg eine ganze Kette von Zwischenreaktionen liegt, ähnlich wie beim Gewehr zwischen dem Abdrücken und dem Einschlagen der Kugel ins Ziel. Die Pflanze ist also in gewissem Sinn „geladen“; sie ist vorbereitet, auf einen Anstoß hin ihre eigene potentielle Energie in Bewegung umzusetzen.

Eine weitere sehr wichtige Uebereinstimmung der Organismen und der Mechanismen liegt dann in der Selbstregulation. Wie in der Dampfmaschine ein zu beschleunigtes Tempo selbsttätig die Geschwindigkeit der Maschine herabsetzt, so finden wir beim Organismus auf Schritt und Tritt Regulationen; es sei z. B. an die Bemerkungen erinnert, die wir (Vorl. 15) über die Diastaseproduktion gemacht haben.

Aber es fehlt auch nicht an Unterschieden zwischen Organismus und Mechanismus. Da ist zunächst die größere Komplikation des Organismus anzuführen, in der natürlich keine prinzipielle Schwierigkeit für den Vergleich liegt. Wenn wir den Organismus mit einem geladenen Gewehr verglichen haben, so müssen wir jetzt hervorheben, daß dieser Vergleich eben doch nur einen schwachen Einblick in das Wesen des Organismus gibt. Beim Gewehr existiert nur eine einzige Auslösung nnd eine einzige Reaktion; der Organismus aber ist auf zahllose Auslösungen bereit, die allerverschiedensten Reaktionen zu geben. — Eine wichtigere Differenz liegt darin, daß eine Hauptleistung der pflanzlichen Maschine ihr eigner Aufbau, ihre eigne Entwicklung und Fortpflanzung ist, während Maschinen, die wachsen und sich vermehren, noch zu erfinden wären. — Endlich wissen wir, daß die Maschine deshalb zweckmäßig arbeitet,

weil sie von einem denkenden Wesen konstruiert ist; woher aber die Zweckmäßigkeit des Organismus kommt, darüber gibt es nur Vermutungen.

Ziehen wir das Fazit aus unseren Betrachtungen, so müssen wi sagen: die Ursachen des Lebens *sind noch vollkommen* ungelöst wir kennen weder Stoffe noch Kräfte, aus deren Eigenschaften wi das Leben begreifen könnten; ebensowenig vermögen wir aber etw nachzuweisen, daß *andere* Stoffe, *andere* Kräfte im Organismu tätig seien, als in der unbelebten Welt. Bei dieser Konstatierun unseres „Ignoramus“ sollte unserer Meinung nach der Naturforsche stehen bleiben, denn die Aufstellung von Hypothesen, gerade bei s generellen Fragen, kann zu leicht die *Naturwissenschaft* schä digen. Wer davon überzeugt ist, daß die Organismenwelt *weite nichts* ist als eine Summe von komplizierten chemischen und physi kalischen Vorgängen, der wird nur zu leicht sein Auge gegenübe solchen Vorkommnissen verschließen, die eben nicht in seine Theori passen; wer dagegen von vornherein weiß, daß das Wesen des Orga nismus erst dann beginnt, wenn Physik und Chemie aufhört, der neig dazu, die mühselige exakte Forschung überhaupt aufzugeben und an Schreibtisch die bequemer zugänglichen Früchte der Spekulation z ernten [1]). Daß aber die physikalisch-chemische Experimentalforschun und nicht die philosophische Spekulation die Pflanzenphysiologi vorwärts gebracht hat, darüber kann kein Zweifel bestehen.

Vorlesung 24.

Aeußere Ursachen des Wachstums und der Gestaltung I.

Die Form der Pflanze wird durch eine große Menge von Ursache bestimmt, die wir in zwei Gruppen bringen: innere Ursachen, die vor Organismus ausgehen, und äußere, die von der Außenwelt herrühren In der Natur kombinieren sich stets die äußeren Faktoren mit de in der Pflanze selbst gegebenen, und es genügt zu irgend welche pflanzlicher Tätigkeit *niemals eine* dieser Gruppen von Ursachen zum Zweck der Untersuchung und Darstellung aber müssen wir si möglichst zu trennen suchen. Bei den äußeren Faktoren, die wi jetzt im einzelnen betrachten, können wir die rein chemisch-physi kalische Beeinflussung durch die anorganische Umgebung von de komplizierten „sozialen“ Einflüssen, die von anderen Organismen aus gehen, unterscheiden.

So wie wir bei früheren Gelegenheiten die Abhängigkeit gewisse

1) An Literatur über die Frage nach der Möglichkeit der Erklärung des Leben nennen wir: ALBRECHT (1901), BÜTSCHLI (1901), CLAUSSEN (1901), DRIESCH (1901 1905), HERTWIG (1897 u. 1906), NÄGELI (1860), REINKE (1901), WOLFF (1902).

Funktionen (z. B. Atmung, Assimilation etc.) von äußeren Faktoren behandelt haben, so ist es jetzt unsere Aufgabe, den Einfluß der äußeren Faktoren auf das Wachstum zu studieren, wir beschränken uns aber nicht auf diese einzelne Funktion, sondern fragen an dieser Stelle zugleich auch nach der Wirkung der Außenwelt auf das Leben im ganzen.

Es liegt jedoch nicht in unserer Absicht, eine möglichst vollständige Aufzählung der bis jetzt bekannt gewordenen Wirkungen jedes einzelnen Faktors zu geben; vielmehr müssen wir uns mit einigen Beispielen begnügen und können nicht in jedem Einzelfall die Beeinflussung sämtlicher Wachstumsperioden behandeln; es wird also bald das embryonale Wachstum, bald die Streckung oder die innere Ausgestaltung unser Interesse mehr in Anspruch nehmen.

Allgemein haben wir noch für sämtliche äußere Faktoren zu bemerken (vgl. PFEFFER, Phys. II, 85), daß sie entweder direkt oder indirekt wirken. Direkte Folgen, bei denen der äußere Faktor die Energie für das Geschehen in der Pflanze liefert, sind jedenfalls ganz außerordentlich selten; fast überall sehen wir indirekte Wirkungen: die Außenwelt wirkt als Reiz auf die Pflanze, sie löst in ihr gewisse Folgen aus, die mit den eigenen Energiemitteln der Pflanze ausgeführt werden. Unter den Reizen können wir eine erste Gruppe als formale Bedingungen bezeichnen; sie sind absolut unentbehrlich, damit überhaupt eine Entwicklung an der Pflanze eintritt, sie sind die allgemeinen Lebensbedingungen. Daneben gibt es auch Reize, die entbehrlich sind, die aber oft einen sehr großen Erfolg haben, wenn sie die Pflanze treffen. Alle Reize können entweder nur eine Beschleunigung oder Hemmung der Wachstumsgeschwindigkeit herbeiführen, und dann ist ihre Bedeutung eine ephemere; oder sie lenken Wachstum und Gestaltung in bestimmte Bahnen (formative Reize), indem sie entweder nur die Größe und die Zahl, oder auch die Stellung, Symmetrie, Richtung und Polarität der Organe beeinflussen. In einfachen Fällen bringen sie nur quantitative, in komplizierteren Fällen aber auch qualitative Erfolge hervor.

Wir beginnen mit den Aetherschwingungen, von denen uns hier nur Wärme und Licht interessieren; die Elektrizität spielt keine Rolle unter den Ursachen des Wachstums und der Gestalt der Pflanze. Als erstes tritt uns die Tatsache entgegen, daß sich das Wachstum, ja überhaupt das ganze Leben der Pflanze nur innerhalb bestimmter Temperaturgrenzen abspielt. Schon die Erfahrungen des gewöhnlichen Lebens machen es deutlich, daß diese Grenzen für verschiedene Pflanzen ganz ungleich sind. Wissenschaftliche Studien bestätigen das. Wie bei verschiedenen Funktionen, so können wir auch beim Wachstum die drei Kardinalpunkte der Temperatur konstatieren, das Minimum und Maximum und dazwischen das Optimum [1]. Algen der arktischen Meere scheinen selbst unter 0° zu wachsen, für die meisten Süßwasseralgen liegt das Temperaturminimum bei Null oder wenig darüber. Von höheren Organismen seien die Samen von Triticum vulgare und Sinapis genannt, die jedenfalls bald oberhalb von 0° zu keimen beginnen, während Phaseolus erst bei 9°, Cucumis

1) Die folgenden Spezialangaben sind PFEFFERS Physiologie II entnommen.

sativus bei ca. 16°, der Tuberkulosebacillus erst bei 30° und die sog. thermophilen Bakterien bei noch höherer Temperatur zu wachsen anfangen (40°, CATTERINA 1904). Vermutlich ist das Maximum der Temperatur wieder bei vielen Meeresalgen besonders niedrig; es liegen aber gerade für die Bewohner kalter Meere keine Beobachtungen in dieser Hinsicht vor. Unter den Süßwasseralgen wird für Hydrurus das sehr niedrige Maximum von 16° angegeben, für die Mehrzahl der Landpflanzen liegt dasselbe zwischen 30 und 45°, nur bei den Sukkulenten, die 50—52° C ertragen (vgl. S. 54), dürfte auch noch bei dieser Temperatur Wachstum stattfinden. Andrerseits treten in Substraten, die sich durch Gärtätigkeit erhitzt haben, die thermophilen Bakterien mit einem Maximum von 70° auf (CATTERINA 1904, MIEHE 1907); die in natürlichen heißen Quellen wachsenden Algen scheinen keine so hohen Temperaturen ertragen zu können (LÖWENSTEIN 1903). Im allgemeinen sind also die beiden extremen „Kardinalpunkte" der Temperatur bei den Pflanzen kalter Standorte tief, bei denen, die in warmer Umgebung zu leben pflegen (also auch bei den Parasiten der warmblütigen Tiere), hoch gelegen; der Spielraum zwischen denselben wechselt indes doch sehr, denn er beträgt bei Hydrurus höchstens 16° C, bei der Mehrzahl der Pflanzen 30—40, bei manchen Kakteen aber vielleicht mehr als 50° C. Wie leicht verständlich, ist das Wärmebedürfnis, das sich in der Lage von Minimum und Maximum ausspricht, ein Faktor von fundamentaler Bedeutung für die Verteilung der Pflanzen auf der Erde. Die Lage dieser Punkte ist indes keine ganz feste, denn sowohl bei höheren Pflanzen wie auch ganz besonders bei Bakterien ist es gelungen, sie zu ändern. So hat DIEUDONNÉ (zit. nach PFEFFER, Phys. II, 91) bei Bacillus anthracis durch allmähliche Akkomodation das Minimum von 12—14° auf 10° C, bei Bacillus fluorescens das Maximum von 35 auf 41,5 verlegen können. Auch ist festgestellt, daß die Lage der Kardinalpunkte vielfach von anderen Faktoren abhängt, also durch Nahrung, Sauerstoff, Licht etc. beeinflußt wird (vgl. PFEFFER, Phys. II, 91). Neben den spezifischen Differenzen existieren dann auch solche der einzelnen Organe, sowie der verschiedenen Entwicklungsstadien. Bei vielen unserer Frühjahrspflanzen werden z. B. die Blüten schon durch eine viel niedrigere Temperatur zum Wachsen veranlaßt als die Vegetationsorgane, die letzteren treten also oft erst nach dem Abblühen in Erscheinung (Tussilago, Crocus, Kirsche etc.). Bei Penicillium findet die Keimung der Sporen zwischen 1,5 und 43° C, das weitere Wachstum des Mycels zwischen 2,5 und 40° C und die Sporenbildung nur zwischen 3 und 40° C statt (WIESNER 1873). Bei Stecklingen pflegt eine hohe Temperatur Bedingung der Wurzelbildung zu sein.

Innerhalb dieser Grenzen sind nun aber die verschiedenen Temperaturen durchaus nicht gleichwertig für die Pflanze. An dem Gang der Wachstumsgeschwindigkeit ersieht man vielmehr, daß zunächst mit dem Steigen der Temperatur eine Förderung, späterhin eine Hemmung des Wachstums erzielt wird. Stellen wir also den in der Zeiteinheit erzielten Zuwachs in seiner Abhängigkeit von der Temperatur graphisch dar, so erhalten wir eine Kurve, die erst steigt, dann wieder fällt; der Höhepunkt der Kurve bezeichnet das Wachstumsoptimum, und dieses ist bald in der Mitte zwischen Minimum

und Maximum, bald mehr dem einen oder dem anderen genähert. Die Kurve verläuft aber aus unbekannten Gründen sehr unregelmäßig; das zeigt z. B. ein Blick auf die nachfolgende Zahlenreihe, die wir KÖPPEN (1870) verdanken.

Länge des Hypokotyls von Pisum in 48 Stunden (Mittelwerte aus mehreren Messungen):

Grad C	10,4	14,4	17,0	18,0	21,4	23,5	24,2	25,1	26,6	28,4
mm	5,5	5,0	5,3	8.3	25,5	30,0	45,8	27,8	53,9	23,0
Grad C	28,5	29,0	29,9	30,2	30,6	30,9	31,1	33,5	33,6	36,5
mm	40,4	24,5	34,6	38,5	40,8	28,6	38,9	23,0	8,0	8,7

Wird das Maximum überschritten, so hört allmählich das Wachstum auf, das Leben ist aber zunächst noch nicht in Gefahr; der Organismus befindet sich in einem Zustand, den man „Wärmestarre" zu nennen pflegt; den Zustand der Wachstumsfähigkeit innerhalb der Temperatur, die durch das Maximum und Minimum begrenzt wird, bezeichnet man dagegen als „Thermotonus". Eine Ueberschreitung des Maximums um 1—2° pflegt aber schon bei kurzer Dauer schädlich und bei längerer Dauer tödlich zu wirken; während von Penicillium z. B. viele Tage lang eine Temperatur ertragen wird, die nur etwa 1° C über dem Maximum liegt, bleiben viele Phanerogamen nur 1—1½ Stunden im Ultramaximum am Leben (HILBRIG 1900). Je mehr aber die Maximaltemperatur überschritten wird, desto rascher tritt der Tod ein. Daß die absolute Lage der Tötungstemperatur wieder weitgehende Differenzen aufweist, ist selbstverständlich, da sie ja in nahem Zusammenhang mit dem Wachstumsmaximum steht. Spezifische Unterschiede ergeben sich z. B. daraus, daß Vicia faba schon bei 35°, Secale erst bei 44° (HILBRIG 1900), andere Pflanzen erst bei ca. 50° C absterben (SACHS 1864). Differenzen zwischen verschiedenen Organen ein und derselben Pflanze werden z. B. durch den Befund von LEITGEB (1886) illustriert, wonach in den Blättern von Galtonia durch Erwärmen auf 59° während 10 Minuten alle Zellen zugrunde gehen mit Ausnahme der Spaltöffnungszellen. Außerdem sind dann viele Dauerzustände der Pflanzen, vor allem die Sporen der Bakterien, in hohem Grade unempfindlich gegen die Temperatur, denn bekanntlich können manche derselben längere Zeit, aber doch nicht auf die Dauer, Siedehitze ertragen. Auch werden alle Pflanzenteile, die das Austrocknen ertragen können, im wasserfreien Zustand von hoher Temperatur weniger geschädigt. In trockner Luft können also Samen, Sporen, Moose und Flechten vielfach 100—120° aushalten. Ueber die Ursache des Wärmetodes wissen wir so wenig wie über die Ursache des Thermotonus (vgl. A. MEYER 1906), jedenfalls darf man nicht glauben, daß es sich etwa um eine einfache Gerinnung des Eiweißes handle, wie wohl gelegentlich angenommen wurde; dagegen spricht schon die Tatsache, daß der Wärmetod vielfach bei ganz niedrigen Temperaturen eintritt.

Wie die supramaximale, so wirkt auch die inframinimale Temperatur zunächst nur wachstumshemmend, sie führt also zu einer Kältestarre. Während dann einige Organismen bei andauernder Kältestarre rasch durch „Erf[illegible] zugrunde gehen, können andere selbst monate- oder jal[illegible] tarrem Zustand verharren. Der

Kältetod erfolgt bei gewissen tropischen Pflanzen (Molisch (1997) schon über 0° C, bei anderen weit unter Null. Betrachten wir zunächst turgeszente Organe, so muß bei genügender Erniedrigung der Temperatur Eisbildung in ihnen eintreten, und man hat konstatiert (Müller-Thurgau 1886), daß viele Pflanzen in dem Moment zugrunde gehen, in dem die Eisbildung stattfindet: Kartoffeln z. B. können, wenn die Eisbildung verhindert wird, in —2° C am Leben bleiben, während sie, wenn sich Eis bildet, bei 1° C absterben. In solchen Fällen muß also die Bildung des Eises die Todesursache sein. Um so auffallender ist es da, daß andere Pflanzen wie unsere Bäume und manche, auch im Winter wachsende Unkräuter (Stellaria media, Senecio vulgaris) ein völliges Durchfrieren und ebenso das Wiederauftauen eventuell mehrmals hintereinander aushalten können. — Durch weitere Abkühlung werden aber schließlich auch gefrorene Organe getötet, und keine turgeszente Zelle kann beliebig tief abgekühlt werden. Vielleicht handelt es sich in vielen Fällen nur um eine Wasserentziehung, die ja mit der Eisbildung notwendig verbunden ist und von den meisten Pflanzen nur in gewissem Grad ertragen wird. Tatsache ist jedenfalls, daß die wasserfreien Organe, Samen und Sporen, auch durch die tiefsten Temperaturen nicht getötet werden konnten, so z. B. durch die während fünf Tagen unterhaltene Temperatur von rund —200° C (Brown und Escombe 1895), sowie durch kürzer währende Abkühlung auf —250° C (Thiselton Dyer 1899). Nach den Studien von Mez (1905) kann aber das Erfrieren aller „eisbeständigen" Pflanzen nicht auf Wasserentziehung beruhen, denn der Tod tritt bei ihnen vielfach bei einer Temperatur ein, die weit unter dem Punkt liegt, bei dem alles Wasser auskristallisiert sein soll. Im Gegensatz zu Müller-Thurgau, der eine der Temperaturabnahme andauernd proportionale Eisbildung konstatiert hatte, sucht Mez vielmehr nachzuweisen, daß bei —6° C alles Wasser erstarrt ist; weitere Studien müssen zeigen, ob das zutrifft. Nach Mez wäre übrigens die Eisbildung für die Pflanze vorteilhaft, da Eis die Innenwärme langsamer ableitet als der flüssige Zellsaft. Das fette Oel, das z. B. in vielen Bäumen im Winter auftritt, soll eine Unterkühlung des Zellsaftes verhindern, also rechtzeitige Eisbildung veranlassen und dadurch eine Abkühlung der Pflanze auf den Erfrierpunkt hintanhalten.

Was wir von den Wirkungen der Temperatur in der thermotonischen Pflanze bisher kennen gelernt haben, sind Reize, die zu Beschleunigung oder Verlangsamung des Wachstums führen, also Aenderungen in der Wachstumsgeschwindigkeit, die sich am meisten in der Periode der Streckung geltend machen. Nun kann aber bei verschiedener Wachstumsgeschwindigkeit schließlich doch dieselbe absolute Größe, die gleiche Gestalt erreicht werden, wenn nur die Wachstumsdauer sich entsprechend ändert. Das scheint auch im allgemeinen der Fall zu sein; Pflanzen, die bei optimaler Temperatur erwachsen sind, sehen nicht anders aus, als solche, die bei supra- oder infraoptimaler Temperatur kultiviert wurden. Mit der Annäherung an die Grenztemperaturen treten aber Aenderungen ein: es wird nahe dem Minimum die Länge der wachsenden Region vergrößert, nahe dem Maximum verkürzt (Popovici 1900), ferner bleiben bei dauernder Kultur in niedrigerer Temperatur die Inter-

nodien kürzer, die Wachstumsdauer erfährt also nicht die notwendige Verlängerung. Damit sind also formative Erfolge der Temperatur erzielt; solche sind auch sonst noch beobachtet, aber sie spielen im ganzen nur eine geringe Rolle. Wohl den tiefgreifendsten Effekt einer Temperaturänderung hat VOECHTING (1902) bei der Kartoffelsorte „Marjolin" beobachtet. Bei 6 bis 7 ° C gehen aus dem „Vortrieb" Knollen (Fig. 97 *I*), bei 20° C normale Laubsprosse (97 *II*) hervor. Solche Qualitätsänderungen sind jedenfalls nur selten durch die Temperatur bedingt.

Wenden wir uns jetzt zum Licht, so kommen wir zu einem Faktor, der auf die Gestaltung der Pflanze einen sehr großen Einfluß übt. Das Licht unterscheidet sich in Bezug auf seine Bedeutung für das Pflanzenwachstum grundsätzlich von der Wärme. Viele niedere Organismen können ihren ganzen Entwickelungsgang im Dunkeln durchmachen, von anderen gedeihen wenigstens gewisse Teile, so z. B. die Wurzeln, dauernd im Finstern; es ist also das Licht keine allgemeine direkte Wachstumsbedingung. Für die Organe freilich, die sich am Licht zu entfalten pflegen, vor allem die Blätter, scheint wenigstens auf den ersten Blick das Licht unentbehrlich zu sein. Wie WIESNER in einer ganzen Reihe von Studien (1893—1905. Zusammenfassung 1902) gezeigt hat, erfolgt die Entwicklung der Sprosse in der Natur nur bei einer bestimmten Lichtintensität, die bei verschiedenen Pflanzen ganz verschieden ist. Es ist das große Verdienst WIESNERS, diese Intensität exakt gemessen zu haben. Er benutzte dazu die BUNSEN-ROSCOEsche Methode, die freilich nur die stärker brechbaren, auf die Silbersalze wirkenden Strahlen berücksichtigt; da aber, wie wir später (S. 374) sehen werden, gerade diese Strahlen auch für die Gestaltung von viel größerer Wichtigkeit sind als die schwach brechbaren, so ist die Methode brauchbar. WIESNER hat sowohl die absolute, als auch die relative Lichtintensität gemessen, bei der eine Pflanze in verschiedenen Gegenden gedeiht. Als absoluten „Lichtgenuß" bezeichnet er die Lichtstärke, gemessen nach BUNSEN-ROSCOE; der relative Lichtgenuß (L) dagegen gibt an, der wievielste Teil des Gesamtlichtes der Pflanze zugute kommt. Kann die Pflanze z. B. einerseits beim vollen Lichteinfall, andererseits auch noch bei der auf $^1/_{10}$ reduzierten Lichtintensität gedeihen, so sagt WIESNER, ihr relativer Lichtgenuß liegt zwischen und $^1/_{10}$.

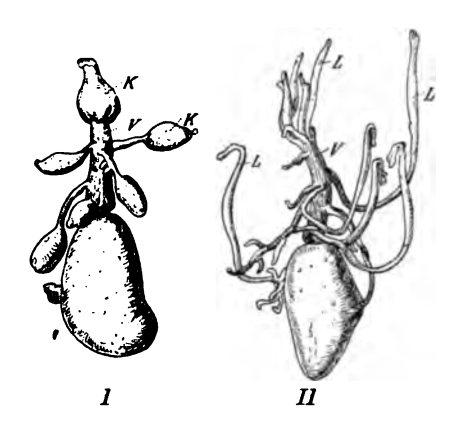


Fig. 97. Knolle der „Marjolin"-Kartoffel. *I* Nach 4—5-wöchentlicher Kultur bei einer Temperatur von 6—7° C. *II* Nach 17-tägiger Kultur in 25° C. Die Wurzeln sind in der Zeichnung weggelassen. *V* Vortrieb, *K* Knollen, *L* etiolierte Laubtriebe. Nach VOECHTING, Bot. Ztg. 1902, Taf. 3.

Für Wien ergab sich nun folgendes:

	Relativer Lichtgenuß	Minimum des absoluten Lichtgenusses in BUNSEN-ROSCOEschen Werten
Buxus sempervirens	1 bis $\frac{1}{100}$	0,012
Fagus (geschlossener Bestand)	1 „ $\frac{1}{80}$	0,015
„ (freistehend)	1 „ $\frac{1}{60}$	0,021
Quercus pedunculata	1 „ $\frac{1}{26}$	0,050
Betula verrucosa	1 „ $\frac{1}{9}$	0,144
Larix decidua	1 „ $\frac{1}{5}$	0,20

Schattenpflanzen wie die Buche begnügen sich also mit dem zehnten Teil der Lichtintensität, den Lichtpflanzen verlangen. Dementsprechend kann denn auch die Buche in diffusem Licht ohne jede direkte Sonnenbestrahlung normal gedeihen (WIESNER 1904).

Ein und dieselbe Art braucht aber, je weiter sie nach Norden rückt, oder je höher sie über das Meeresniveau steigt, desto mehr Licht; ihr absoluter und ihr relativer Lichtgenuß steigt also mit der Abnahme der Temperatur. Das Minimum des relativen Lichtgenusses beträgt z. B. für Acer platanoides in Wien $^1/_{55}$, in Drontheim $^1/_{28}$, in Tromsö $^1/_5$; das Minimum des absoluten Lichtgenusses ist für Betula nana in Christiania 0,338, in Tromsö 0,386, in Spitzbergen 0,750.

WIESNER zieht aus seinen Beobachtungen den Schluß: „Wie die Pflanze zu ihrem Gesamtgedeihen eine bestimmte Menge von Wärme braucht, so benötigt sie auch eine bestimmte Menge an Licht.“ Es ist aber nicht nachgewiesen, daß die Pflanze eine bestimmte Wärmemenge nötig hat, wir wissen nur, daß sie eine bestimmte Temperatur verlangt. Ohne diese findet nicht nur kein Gedeihen statt, sondern jedes Wachstum ist überhaupt unmöglich. Die Zweige der oben genannten Pflanzen können aber im Experiment auch bei viel geringerer Lichtintensität wachsen als in der Natur. WIESNER (1904) hat z. B. für den Ahorn gezeigt, daß in der Natur keine Knospe austreibt, die weniger als $^1/_{55}$ relativen Lichtgenuß hat. Im Experiment aber treiben Knospen auch bei einem relativen Lichtgenuß von $^1/_{100}$, und zwar unter Erreichung der normalen Gestalt, und sie treiben sogar im völlig dunkeln Raum, wobei sie dann freilich eine andere, alsbald zu besprechende abnorme Gestalt annehmen, die sich schon bei $L = {}^1/_{1000}$ bemerkbar macht. Diese auffallende Differenz zwischen der Entwicklung im Experiment und in der Natur liegt an den Wechselbeziehungen zwischen den einzelnen Knospen einerseits, an einer gewissen Förderung durch das Licht andererseits. Die gut beleuchteten Knospen treiben rasch aus und hemmen die minder gut beleuchteten am Austreiben. Hebt man aber diese Beziehungen etwa dadurch auf, daß man alle Knospen verdunkelt, so zeigt sich jetzt, daß das Licht durchaus keine Bedingung für das Wachstum der Sprosse ist.

Auch eine Reihe von älteren Beobachtungen, die die Notwendig-

keit des Sonnenlichtes für das Laubblatt zu beweisen scheinen, sind bei genauerer Betrachtung anders zu deuten. Es ist bekannt (SACHS 1863), daß die Blätter mancher Leguminosen im Dunkeln in kurzer Zeit ihre eigenartigen Reizbewegungen (Vorl. 38) verlieren, daß sie dunkelstarr werden und zu Grunde gehen; auch andere Blätter, die am Licht erwachsen sind, sterben im dunklen Raum rasch ab. Zweifellos handelt es sich hier aber um eine sekundäre Störung durch den Lichtentzug, denn wenn man Blätter von Jugend ab im Dunkeln sich entwickeln läßt, und wenn man ihnen für genügende Nährstoffe sorgt, so erreichen sie normale Größe und Gestalt und bleiben lange Zeit am Leben (JOST 1895). Daß auf die Dauer eine autotrophe Pflanze ohne Licht nicht existieren kann, ist klar, aber ihr Tod ist dann durch Mangel an Kohlehydraten bedingt, für deren Bildung ja das Licht unentbehrlich ist.

Wenn wir alle bis jetzt besprochenen Erscheinungen ausschalten, so bleiben nur ganz wenige Tatsachen übrig, die zeigen, daß wenigstens in gewissen Fällen das Licht ein unentbehrlicher Faktor der Entwicklung ist. So ist festgestellt, daß manche Samen gar nicht oder schlecht keimen, wenn sie dauernd verdunkelt sind: Viscum album (WIESNER 1894), Veronica peregrina (HEINRICHER 1899) und Nicotiana (RACIBORSKI 1900) seien als prägnante Beispiele angeführt. Daß es sich hier aber nicht etwa um eine assimilatorische Wirkung des Lichtes, also um Herstellung der nötigen Baustoffe, sondern um eine spezifische Reizwirkung handelt, das geht unter anderem daraus hervor, daß z. B. beim Tabak eine einstündige Beleuchtung der wasserdurchtränkten Samen genügt, um dann auch im Dunkeln die Keimung zu ermöglichen.

An die genannten Samen schließen sich auch die Sporen der Moose und Farne an, die nach BORODIN (1868) und LEITGEB (1876) nur am Licht keimen. Es hat sich aber gezeigt, daß hier die Wirkung des Lichtes auch durch hohe Temperatur oder durch stoffliche Einwirkungen ersetzt werden kann (GOEBEL 1896, HEALD 1898, TREBOUX 1903). Nach LAAGE (1907) wäre der Sachverhalt in folgender Weise darzustellen: sehr viele dieser Sporen können auch im Dunkeln keimen, doch machen sie da größere Ansprüche an die chemische Beschaffenheit des Substrates; Lichtzufuhr läßt sie also eine ungünstige Zusammensetzung des Substrates überwinden.

Aus den bisherigen Erörterungen folgt, daß ein gewisses Lichtminimum keine allgemeine Wachstumsbedingung ist, wie ein gewisses Temperaturminimum, daß aber allerdings für die „normale" Ausgestaltung vieler Pflanzenorgane eine gewisse minimale Lichtintensität unentbehrlich ist. Ganz allgemein existiert aber ein bestimmtes Licht**maximum**, dessen Ueberschreitung die Pflanze zunächst am Wachstum hindert, später auch tötet. Die Lage dieses Maximums ist wieder spezifisch verschieden. Es liegt tief z. B. bei den Schattenpflanzen, wie sie in unseren Wäldern, vor allen Dingen aber im Meer in reicher Auswahl zu finden sind. Diese Pflanzen gehen durch direktes Sonnenlicht zugrunde. In ähnlicher Weise lichtempfindlich sind viele Bakterien, die durch kurze Einwirkung von Sonnenlicht oder gar schon von diffusem Licht getötet werden. Noch viel tiefer als bei den Schattenpflanzen liegt das Lichtmaximum bei manchen unterirdischen Organen. So ist bekannt, daß die Knospen der Kartoffelknolle im Dunkeln leicht austreiben, während schon

diffuses Tageslicht sie am Wachsen hindert. Auch bei manchen, aber nicht bei allen Wurzeln läßt sich, wie wir noch später sehen werden, eine ähnliche Begünstigung durch Verdunkelung konstatieren. Die höchsten Lichtintensitäten können die Pflanzen ertragen, die in der Natur an sonnigem Standort zu gedeihen pflegen. Ihr Maximum wird also erst dann erreicht, wenn das Sonnenlicht durch Linsen konzentriert wird. Die verschiedenen Organe der Pflanze sind nicht alle gleich empfindlich; es werden z. B. die Chlorophyllkörner vielfach schneller geschädigt als das übrige Protoplasma (PRINGSHEIM 1879). So erklären sich eine Menge von Einrichtungen in der Pflanze zum Schutze des Chlorophylls vor zu starker Beleuchtung (WIESNER 1876, 1894).

Im einzelnen Organ ändert sich während seiner Entwicklung die Lage des Lichtmaximums oft recht beträchtlich. Die Sprosse der Kartoffel z. B. zeigen nur in ihrer Jugend die starke Hemmung durch das Licht. Sehr auffallende Verhältnisse treffen wir bei den Kakteen. Ihre Sprosse verlieren auf die Dauer durch die Beleuchtung die Wachstumsfähigkeit; kommen sie in die Dunkelheit, so beginnen sie von neuem zu wachsen, und dieses Wachstum dauert dann auch bei erneuter Beleuchtung zunächst noch fort. Es wird also durch die Verdunkelung der Vegetationspunkt zu neuer Tätigkeit angeregt. Analog verhalten sich auch manche Wasserpflanzen wie Elodea, Ceratophyllum, Myriophyllum; wie MOEBIUS (1895) beobachtete, fangen bei diesen nach Verdunkelung die am Licht ausgewachsenen Internodien wieder an zu wachsen. Anders ausgedrückt übt also das Licht bei den Kakteen auf das embryonale Wachstum am Vegetationspunkt, bei den genannten Wasserpflanzen auf das Streckungswachstum der Internodien einen hemmenden Einfluß aus.

Die zwischen Null und dem Maximum gelegenen Lichtintensitäten wirken nun in mannigfacher Weise auf die Wachstumsgeschwindigkeit wie auch auf die definitive Gestalt der Pflanze ein.

In der Natur sind alle Organe, die überhaupt Licht empfangen, schon durch den periodischen Wechsel zwischen Tag und Nacht, aber auch aus anderen Gründen, häufigen Schwankungen in der Beleuchtung ausgesetzt, und experimentell läßt sich feststellen, daß sowohl bei den Organen, die zur normalen Entwicklung eines gewissen Lichtquantums benötigen, wie auch bei solchen, die in völliger Finsternis wachsen können, vielfach, aber nicht allgemein, ein Wechsel in der Lichtintensität auf die Wachstumsgeschwindigkeit einwirkt. Am deutlichsten tritt das hervor, wenn man die Wachstumsgeschwindigkeit im Dunkeln vergleicht mit der bei mehr weniger starker Beleuchtung. Wir geben zunächst einige Beispiele von Organen, die bei andauernder Dunkelheit wachsen können. STAMEROFF (1897) bestimmte den Zuwachs (in Mikrometerteilen) der nachfolgenden Objekte, die bei konstanter Temperatur abwechselnd 10—15 Minuten mit einer elektrischen Lampe beleuchtet und dann wieder verdunkelt wurden.

Objekt	Expositionszeit	Dunkel	Licht	Dunkel	Licht	Dunkel	Licht	Dunkel	Licht	Dunkel
Mucor, vegetative Zellen	10′	7	7	7	7	7	7	7	7	7
„ Sporangienträger	15′	10	9	9,5	8,75	9,25	8,5	9,25	8,25	—
Marchantia, Wurzelhaare	10′	6	4,5	6,25	4,5	6,25	4,5	6,25	4	—
Robinia, Pollenschlauch	15′	—	6	6	6	6	6,5	6	6	6

Bei dieser Versuchsanordnung war also bei Pollenschläuchen und den gewöhnlichen Zellen von Mucor das Licht ganz ohne Einfluß auf das Wachstum, während die Sporangienträger von Mucor und die Marchantia-Wurzelhaare durch die Beleuchtung eine oft beträchtliche Wachstumsverringerung erfuhren. Aehnliche Retardationen durch das Licht sind durch SACHS (1872), PRANTL (1873), STREHL (1874), KNY (1901), ILTIS (1903), BÜSGEN (1903) bei Stengeln, Blättern und Wurzeln, der höheren Pflanzen nachgewiesen worden. KNY verglich Wurzeln die am Lichtwechsel gehalten worden waren, mit solchen, die in der gleichen Zeit dauernd verdunkelt waren, und fand nach Ablauf mehrerer Tage die beleuchteten beträchtlich kürzer als die verdunkelten. Die meisten der genannten Autoren haben dagegen die Pflanzen am Lichtwechsel belassen und haben die Zuwachse während der Nacht mit den während des Tages erfolgten — natürlich bei konstanter Temperatur — verglichen. Den Einfluß kurzer abwechselnder Verdunklung und Erhellung bei Phanerogamen hat REINKE (1876) studiert, der bei Helianthushypokotylen in je $^1/_4$ Stunde folgende Zuwachse (in μ) erhielt:

Dunkel	Hell	Dunkel	Hell	Dunkel	Hell
125	60	120	54	116	71

Diese Verringerung des Wachstums durch Licht kann, wie schon bemerkt, in einzelnen Fällen bis zur völligen Unterdrückung des Wachstums gehen, und eine genügend hohe Lichtintensität wird bei jeder Pflanze zu diesem Ziele führen. Im allgemeinen aber bewirkt das gewöhnliche Tageslicht, selbst wenn es kontinuierlich einwirkt, nur eine Retardation, keine Aufhebung des Wachstums. Das zeigen ebenso die Beobachtungen an Pflanzen im hohen Norden wie die Versuche, die BONNIER (1895) in unseren Breiten mit künstlichem Licht ausgeführt hat.

Durch die bisher behandelten Beschleunigungs- wie Hemmungsreize muß die endliche Gestalt und die Größe der Pflanze nicht beeinflußt werden; sie wird aber tatsächlich häufig beeinflußt, und somit kommen wir zur Besprechung von formativen Einflüssen des Lichtes. Dabei haben wir Wirkungen zu unterscheiden, die von der Intensität, von der Richtung und von der Qualität des Lichtes herrühren.

Am längsten bekannt und am auffallendsten sind die formativen Effekte einer andauernden Verdunklung. Sehen wir ganz ab von der häufig auftretenden Veränderung der Farbe, so zeigen Pflanzen, die im Dunkeln erwachsen sind, gewisse Eigentümlichkeiten in ihrer Gestalt, die man als „Etiolement“ zu bezeichnen pflegt.

Die reine Etiolements-Wirkung der Verdunklung kommt natürlich nur dann zur Geltung, wenn nicht mit der Lichtentziehung noch andere Umstände sich gleichzeitig verändern. Eine indirekte Folge ist z. B. bei grünen Pflanzen das Aufhören der CO_2-Assimilation und der dadurch bedingte Nahrungmangel. Wir setzen deshalb, wenn wir jetzt die verschiedenen Typen des Etiolements betrachten, voraus, daß ein solcher Nahrungsmangel ausgeschlossen ist, d. h. wir lassen Pflanzen im Dunkeln wachsen, die mit Reservestoffen reichlich versehen sind (Samen, Knollen, Bäume). Vergleichen wir nun eine etiolierte Keimpflanze von Tropaeolum majus (Fig. 98 *II*) mit einer gleich alten, am Licht erwachsenen (Fig. 98 *I*), so finden wir bei ersterer die Internodien und auch die Blattstiele übermäßig verlängert, die Blattspreiten da-

gegen klein und unentwickelt. Mikroskopische Untersuchung ergibt, daß die Blätter auf einem embryonalen Entwicklungszustande stehen geblieben sind; ihre Gewebe zeigen eine geringe Differenzierung. Auch im Stengel ist die letzte Phase des Wachstums nicht vollendet, namentlich die mechanischen Elemente fehlen, und deshalb sind die etiolierten Sprosse wenig fest; abgesehen davon aber sind alle einzelnen Zellen sehr viel mehr in die Länge gewachsen als beim normalen Zweig, und auch ihre Zahl ist größer. — Aehnlich wie Tropaeolum verhält sich die Mehrzahl der Dikotylen, die normalerweise entwickelte Internodien haben; sie verlängern aber nicht nur ihre Internodien, sondern sie bilden eventuell auch eine größere Zahl aus als am Licht: so entfalten z. B. manche Bäume bei Lichtabschluß proleptisch die

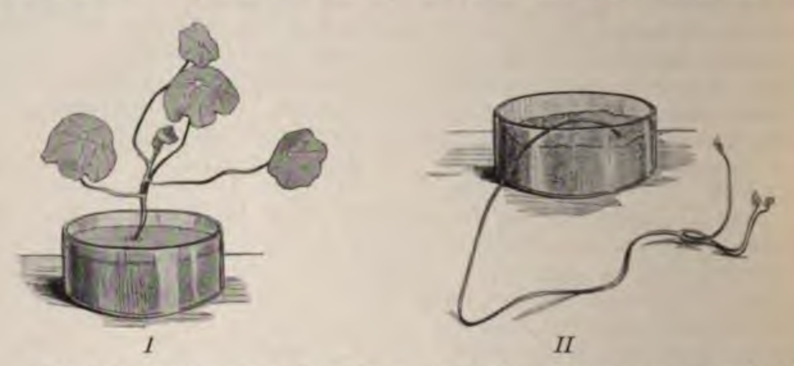


Fig. 98. Keimlinge von Tropaeolum, gleich alt. *I* Am Licht, *II* im Dunkeln erwachsen. 1/4 nat. Gr.

nächstjährigen Knospen. Aber selbst bei sog. Rosettenpflanzen wie Sempervivum kann (Wiesner 1891, Brenner 1900) das Etiolement in Verkleinerung der Blätter und Streckung der sonst gestauchten Internodien, also in einer Auflösung der Blattrosette, bestehen (Fig. 99 *III*). Dies trifft indes nicht überall zu. Organe, die normalerweise im Dunkeln wachsen, reagieren naturgemäß auf die Dunkelheit anders als die am Licht gedeihenden. Sonst wäre ja z. B. die Ausbildung von Zwiebeln mit gestauchten Internodien im Boden gar nicht möglich. Zwiebelpflanzen, z. B. die zwiebeltragenden Oxalisarten, zeigen in der Tat ganz andere Etiolementserscheinungen. Bei ihnen bleibt die Verlängerung des Stammes vollkommen aus; dafür verlängern sich aber die einzelnen Blattstiele ganz beträchtlich, während die Blattlamina klein bleibt (Jost 1895). Bei Oxalis Deppei z. B. waren im Dunkeln wachsende und noch nicht ausgewachsene Blattstiele 58 bis 78 cm lang, während die Kontrollexemplare, die in einem Zimmer bei mäßiger Beleuchtung standen, Blattstiele von 18—23 cm aufwiesen.

An das Verhalten der Oxalisarten schließen sich viele Monokotylen an, bei denen die Stengel im Wachstum hinter den Blättern zurückzustehen pflegen. Diese Pflanzen bilden im Licht wie im Dunkeln ungefähr gleich lange Sprosse, dagegen erfahren im Dunkeln die Blätter durch andauernde Tätigkeit ihres basalen Vegetationspunktes eine bedeutende Ueberverlängerung, bleiben aber im allgemeinen schmaler als am Licht.

Man hat sich gewöhnt, diese zwei Typen des Etiolements als den der Monokotylen und den der Dikotylen zu unterscheiden. In beiden Abteilungen gibt es aber Pflanzen genug, die als Ausnahmen bezeichnet werden müssen, insofern als sie überhaupt nicht etiolieren oder sich beim Etiolement anders verhalten als ihre Verwandten. Zu den Pflanzen, die im Dunkeln keine Ueberverlängerung der Achse zeigen, gehören einige Schlingpflanzen, wie Humulus und Dioscorea; ihr Verhalten erscheint begreiflich, wenn man bedenkt, daß bei den Schlingpflanzen schon am Licht übermäßig lange Internodien mit lange Zeit klein bleibenden Blättern ausgebildet werden. Ferner sind Gewächse bekannt, bei denen im Dunkeln die Blattflächen nicht wesentlich kleiner ausfallen als am Licht, so Beta, Taraxacum und Tragopogon. Keine Verlängerung der Sprosse findet unter den Dikotylen, wie bemerkt, bei den zwiebeltragenden Oxalisarten statt, während sich unter den Monokotylen Tradescantia fast wie eine Dikotyle verhält: die Blätter bleiben klein und die Internodien werden lang; ferner bilden die Paniceen unter den Gräsern, z. B. der Mais, sehr stark verlängerte Hypokotyle aus, und die Blätter der Hyacinthe werden im Dunkeln schmaler und kürzer als am Licht. Bei den Kakteen endlich bleiben die im Dunkeln erwachsenen Sprosse kürzer, oft sehr beträchtlich kürzer, als am Licht (Voechting 1894, Goebel 1895).



Fig. 99. Sempervivum assimile. *I* Normal. *II* Im feuchten Raum erwachsen. *III* Im dunkeln Raum erwachsen. Nach Brenner (1900).

Etiolement kommt aber nicht nur bei den Mono- und Dikotylen vor, auch bei den Gymnospermen, Farnen, Moosen, Algen und Pilzen ist es beobachtet. Auf einige Fälle wird aus besonderen Gründen noch zurückzukommen sein, hier seien nur einige Beispiele aus der Reihe der Pilze angeführt (vgl. Pfeffer, Phys. II, 102). Sehr auffallend macht sich z. B. die Wirkung der Dunkelheit bei einigen Coprinusarten geltend, bei denen eine starke Verlängerung der Stiele und eine Verkleinerung der Hüte stattfindet; im Extrem geht das soweit, daß bei gewissen Arten die Hutbildung überhaupt unterdrückt wird (z. B. Copr. stercorarius), womit dann ein Erfolg der Dunkelheit konstatiert ist, den man nicht mehr als Etiolement bezeichnen kann. Eine Ueberverlängerung der Sporangienstiele ist bei manchen Mucorineen (Pilobolus) beobachtet worden, eine Verlängerung des Perithecienhalses auf die 5-fache Länge bei Sphaeria velata etc.

Bei der Frage nach den Ursachen des Etiolements beanspruchen die zuletzt angeführten Beispiele von etiolierenden Pilzen ein [illegible]nz besonderes Interesse. Denn bei diesen ist ja die Neben- [illegible]htes, die mit der Bildung von Nährstoffen im Chloro- [illegible]gt, ganz ausgeschlossen. Man kann freilich auch [illegible]nzen leicht nachweisen, daß die Verdunklung

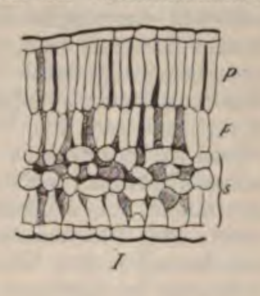
nicht durch Sistierung der CO_2-Assimilation das Etiolement herbeiführt. Kultiviert man autotrophe Pflanzen am Licht, aber im kohlensäurefreien Raum, so schließt man die CO_2-Assimilation aus, aber man beobachtet trotzdem keine Andeutung von Etiolement.

Zudem zeigt ja schon das verschiedene Verhalten der einzelnen Organe einer Pflanze, sowie die Differenzen verschiedener Spezies, daß es sich beim Etiolement um eine Reizwirkung der Verdunkelung handelt, die je nach Umständen zu höchst differenten Auslösungen führt. In erster Linie tritt wohl stets eine Veränderung der normalen Korrelationen zwischen den Organen ein. Dabei läßt sich nicht sicher sagen, ob die primäre Wirkung der Verdunkelung bei den Dikotylen in einer Hemmung der Blattentfaltung besteht, deren Folge dann eine stärkere Streckung der Internodien ist, oder ob umgekehrt zunächst das Stengelwachstum gesteigert wird und deshalb die Blätter klein bleiben. BEHRENS (1905) hat für Hanf gezeigt, daß bei alleiniger Verdunkelung der Internodien keine Ueberverlängerung eintritt. In anderen Fällen aber ergab sich, daß Blätter im Dunkeln die normale Größe erreichen können, wenn sie bei guter Ernährung durch Ausbrechen aller Knospen vor der Konkurrenz der Achsen geschützt sind (JOST 1895), oder wenn die starke Streckung der letzteren durch einen geeigneten Verband verhindert wird (PALLADIN 1890), oder wenn die Blätter nach Isolierung sich entwickeln (RIEHM 1905). Wie aber im einzelnen die Wirkung der Beleuchtung bezw. der Verdunklung das Wachstum der Zellen beeinflußt, ist noch unbekannt, und die zahlreichen Versuche einer Erklärung bestehen zumeist in der einseitigen Hervorhebung eines möglichen Faktors, wie Turgor, Dehnbarkeit der Zellwand etc.; sie sind deshalb nur geeignet, das Problem einfacher erscheinen zu lassen, als es in Wirklichkeit ist. Unter anderem ist z. B. auch zu bedenken, daß man im Etiolement gar nicht nur eine reine Dunkelheitswirkung zu sehen bekommt, daß vielmehr auch sekundäre Einflüsse des Lichtentzuges, vor allem die Hemmung der Transpiration, mit in Betracht kommen (S. 385).

Besser als über die Ursachen sind wir im großen und ganzen über die biologische Bedeutung des Etiolements orientiert (GODLEWSKI 1889, DARWIN 1896). Wenn wir die Ueberverlängerung bestimmter Organe als das Wesentlichste am Etiolement betrachten, so dürfen wir diese Erscheinung als eine Anpassung, als den Versuch der Pflanze auffassen, der Dunkelheit zu entfliehen. Von diesem Gesichtspunkte aus ist es gleichgültig, ob die Internodien des Stengels oder die Blattstiele sich verlängern. Die Hauptsache ist, daß die speziell lichtbedürftigen Organe aus dem Dunkeln herausgehoben werden. Als zweckmäßig kann dann noch bezeichnet werden, daß die Blätter klein bleiben, solange sie nicht funktionieren können. Inwieweit auch bei den Fruchtkörpern der Pilze oder Moose die Ueberverlängerung von Nutzen ist, verdient noch nähere Untersuchung. In unseren im dunkeln Raum ausgeführten Versuchen hat freilich keine Pflanze einen Nutzen vom Etiolement; an ihrem natürlichen Standort aber kommen z. B. die anfänglich unterirdisch wachsenden Sprosse oder kriechende Teile, die mit Laub bedeckt oder mit Erde verschüttet wurden, durch Etiolement in Verbindung mit ihrem Geotropismus (Vorl. 33) wieder ans Tageslicht. Durch Etiolement und Heliotropismus (Vorl. 35) g

langt die Pflanze ganz allgemein an die für sie günstige Lichtintensität.

Etiolement wird nämlich nicht nur durch absolute Dunkelheit erzielt; schon eine Lichtverminderung wirkt im gleichen Sinne, und Pflanzen, die an hohe Lichtintensität gewöhnt sind, wie z. B. Sempervivum, etiolieren schon bei noch recht hellem Licht (WIESNER 1893). Es prägt sich überhaupt jede Lichtintensität, die einer Pflanze zufließt, in ihrem Bau aus. Mit zunehmender Lichtintensität wächst die Größe der Blätter bis zu einem gewissen Maximum, um bei weiter steigender Beleuchtung wieder abzunehmen; umgekehrt verhält sich der Stengel, dessen Ueberverlängerung in etwas zu starkem Licht namentlich BERTHOLD (1882) bei gewissen Algen konstatiert hat. Offenbar folgt aber auf diese Verlängerung bei weiterem Steigen der Lichtintensität wieder ein Abnehmen und schließlich sogar ein völliges Aufhören des Wachstums. Eine Zunahme der Blattfläche mit Steigerung der Beleuchtung ist ohne Schwierigkeit festzustellen, wenn man etiolierte Blätter mit normalen vergleicht. Daß aber bei mäßigem Licht, im Schatten, die Blätter größer werden als in der direkten Sonne, das geht unter anderem aus den Messungen STAHLS (1883) hervor, der bei der Buche die Sonnenblätter fast nur die Hälfte, beim Hollunder sogar nur den vierten Teil der Fläche von Schattenblättern erreichen sah. In naher Beziehung zur Größe des Blattes steht seine Dicke; die Dicke nimmt mit Abnahme der Fläche zu und umgekehrt. Bekannt ist dann, daß auch die innere Struktur der Blätter weitgehend vom Licht beeinflußt wird; für die Sonnenblätter ist die Ausbildung langgestreckter Palisadenzellen, für die Schattenblätter das Dominieren des Schwammparenchyms charakteristisch. Während sich manche Pflanzen durch den bestehenden Bau ihrer Blätter als ausgesprochene Licht- oder Schattenbewohner dokumentieren, sind andere zu weitgehenden Anpassungen befähigt (Fig. 100).



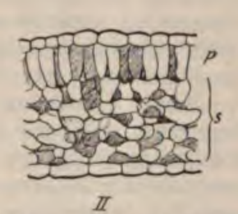


Fig. 100. Querschnitte durch Blätter einer Blutbuche nach NORDHAUSEN (1903, Taf. 4). *I* Lichtblatt. *II* Schattenblatt.

Aus der Fülle von Beispielen, die für den formativen Einfluß verschiedener Lichtintensitäten bekannt geworden sind, können wir nur einige herausgreifen. — Bei Pflanzen der verschiedensten Verwandtschaft kann man sog. „Jugendformen" beobachten, die der „definitiven" Form in der Entwicklung vorausgehen. Nicht selten ist die Jugendform einer geringeren Lichtintensität angepaßt als die Folgeform. Das trifft z. B. für Campanula rotundifolia zu, die nur in der Jugend die auf niedrige Lichtintensität gestimmten Rundblätter macht, nach denen sie benannt ist. Wie GOEBEL (1896) zeigen konnte, kehrt die Pflanze nach Ausbildung der linealen Blätter wieder zur Rundblattbildung zurück, wenn sie in niedriger Lichtintensität kultiviert wird (Abb. in GOEBELS Organographie S. 208). — Weitere Beispiele für ein solches Verhalten liefern: die Alge Batrachospermum mit der

Jugendform Chantransia (GOEBEL 1889), die Moospflanze und da Moosprotonema (KLEBS 1893). Im Anschluß hieran können gewiss Kakteen (Opuntia, Phyllocactus) angeführt werden, deren Sprosse nu am Licht abgeflacht sind, während im Dunkeln „Rückschläge" zu der ursprünglichen, radiären Stammform ausgebildet werden (GOEBEL 1895, VOECHTING 1894).

Da die verschiedenen Organe einer Pflanze oft ganz verschiedene Ansprüche an die Lichtintensität machen, so kann bei nicht zusagender Beleuchtung die Entstehung oder die Entfaltung eines bestimmten Organs verhindert werden, oder es kann in andere Bahnen gedräng werden, so daß es schließlich in ein ganz anders geartetes umgewandelt wird. Beispiele hierfür liefern schon die Pilze. Bei Pilobolus microsporus unterbleibt im Dunkeln die Anlage des Sporangiums während die sterile Trägerzelle ihr Wachstum über das normale Ma hinaus fortsetzt; ein analoges Vorkommnis bei Coprinus wurde scho oben gestreift (man vgl. GRÄNTZ, 1898). Von den höheren Pflanzen führen wir zunächst das Verhalten der Wurzeln an. Diese entstehen manchmal nur bei Verdunklung, und deshalb können an etiolierten Pflanzen Luftwurzeln auftreten, die an der Lichtpflanze fehlen, auch wenn diese in feuchter Luft kultiviert wird. Umgekehrt begünstig das Licht die Entfaltung der Knospen, und so können (WIESNER 1895, 685) bei den vorwiegend von oben beleuchteten Weidenzweigen die Knospen der Oberseite, an den aufrechten und mehr von unten beleuchteten Zweigen der Pappel dagegen vorzugsweise Knospen de Unterseite austreiben. Sehr auffällige Lichtwirkungen hat man an unterirdischen Sprossen beobachtet; die Ausläufer von Circaea bilden im Dunkeln Niederblätter, am Licht Laubblätter (GOEBEL 1880); di Ausläufer von Adoxa werden durch Beleuchtung zum Längenwachstum angeregt, während Verdunklung sofort zur Einstellung des Längenwachstums und zur Ausbildung von Knöllchen führt (STAHL 1884) auch die Entstehung von Kartoffelknollen ist an Dunkelheit gebunde und bei geeigneten Maßnahmen kann man so selbst an der Spitz der Laubtriebe Knollenbildung erzwingen (VOECHTING 1887). Viel leicht den interessantesten hierher gehörigen Fall aber hat BERTHOL (1882) beschrieben: durch schwache Beleuchtung gelang es ihm, de Sproßscheitel mancher Algen (Callithamnion, Bryopsis) in einen Wurzelfaden umzubilden; bei Bryopsis können auch die Blattfiedern durc Verdunklung in Wurzeln umgewandelt werden (NOLL 1888 und 190 WINKLER 1900 a).

Auf die Abhängigkeit der Blütenbildung von der Lichtintensitä kommen wir bei anderer Gelegenheit zurück.

Neben der Form der Pflanze wird auch die Farbe weitgehen vom Licht beeinflußt. Bekannt ist ja, daß etiolierte Pflanzen sic durch weiße Stengel und durch gelbe Blätter auszeichnen, da sic der Chlorophyllfarbstoff im Dunkeln zumeist nicht ausbilden kan Wir haben aber allen Grund, diese Farbenänderung vom eigentliche „Etiolement" zu trennen und unter Etiolement eben nur die „Ueberverlängerung" bezw. „Verkürzung" zu verstehen, denn wir kenne ein solches „Etiolement" auch ohne gleichzeitigen Chlorophyllmangel Wir werden später noch Faktoren außer der Dunkelheit kenne lernen, die zu einer Ueberverlängerung führen, ohne das Chlorophyl zu stören. Es gibt aber auch eine ganze Reihe von Pflanzen, be denen die Chlorophyllbildung vom Licht unabhängig ist, und bei denen

doch ein ausgesprochenes Etiolement im Dunkeln stattfindet (SCHIMPER 1885). Das scheint bei sämtlichen Algen und Moosen der Fall zu sein, während sich die Pteridophyten verschieden verhalten; die Equisetaceen bilden wie die Phanerogamen kein Chlorophyll aus; die Filicineen dagegen ergrünen auch im Dunkeln. Von besonderem Interesse sind dann die Gymnospermen. Während die erwachsenen Pflanzen hier durchweg im Dunkeln kein Chlorophyll produzieren können, sind die Keimpflanzen der Coniferen und von Ephedra dazu befähigt (SACHS 1862 und 1864, BURGERSTEIN 1900).

In den Fällen, wo im Dunkeln nur die Ausbildung eines gelben Farbstoffes im Chloroplasten erfolgt, genügt bei nicht zu alten Blättern häufig eine kurze nachträgliche Beleuchtung, um das Ergrünen zu erzielen. Hat das Licht einige Zeit auf das etiolierte Blatt gewirkt, und bringt man die Pflanze wieder ins Dunkle zurück, noch ehe eine sichtbare Lichtwirkung eingetreten ist, so erfolgt das Ergrünen dann durch Nachwirkung im Dunkeln. Auch genügt eine sehr geringe Lichtintensität zum Ergrünen, eine stärkere wirkt ja überhaupt zerstörend auf den Chlorophyllfarbstoff ein.

Nicht alle Pflanzenfarbstoffe verhalten sich ebenso wie das Chlorophyll. SACHS (1863) konnte von vielen Pflanzen im Dunkeln normal gefärbte Blüten erzielen, so von Tulpe, Crocus, Kürbis etc.; in anderen Fällen aber bilden sich die Blütenfarbstoffe nur am Lichte (ASKENASY 1876). Ebenso hängt auch die Ausbildung des roten Farbstoffes (Anthocyan) vielfach aber nicht immer (OVERTON 1899, KÜHLBORN 1904) vom Licht ab. Da die Entstehung dieses Stoffes in mannigfaltiger Weise durch verschiedene Stoffe beeinflußt wird (KATIC 1905), so liegt es nahe, auch in der Lichtwirkung hier, wie beim Chlorophyll, relativ einfache chemische Einflüsse zu vermuten.

Nach Besprechung der Lichtintensität haben wir uns nun noch mit dem Einfluß der Lichtrichtung auf die Organbildung zu befassen. Einseitig einfallendes Licht, also ungleich intensive Beleuchtung verschiedener Stellen der Pflanze, führt oft zu bemerkenswerten formativen Erfolgen. Sehr häufig entscheidet nämlich bei polar differenzierten Pflanzen die Lichtrichtung, was zur Basis, was zur Spitze oder was Wurzel und was Sproß werden soll. Bei Equisetum stellt sich (STAHL 1885) die erste Scheidewand in der keimenden Spore senkrecht zur Richtung des einfallenden Lichtes, und sondert so eine im Schatten liegende Wurzelzelle von der beleuchteten Prothalliumzelle. Die gleiche Beobachtung hat WINKLER (1900b) an den keimenden Eiern von Cystosira barbata gemacht; er konnte auch die Zeit bestimmen, die für die Lichtwirkung nötig ist: eine dreistündige einseitige Beleuchtung war wirkungslos, eine vierstündige dagegen genügte, um nach vielen Stunden im Dunkeln eine Nachwirkung zu ergeben; ohne eine solche einseitige Beleuchtung findet jedoch, allerdings verspätet, auch eine Keimung und damit eine Trennung von Wurzel und Sproß statt. Aehnlich dürften sich wohl zahlreiche niedere Pflanzen verhalten, während bei anderen, und zumal bei den höheren, die Polarität unzweifelhaft unabhängig von äußeren Einflüssen entsteht.

Auch die Symmetrie des Pflanzenkörpers kann von der Lichtrichtung abhängen, indem derselbe allseitig beleuchtet radiär, einseitig beleuchtet dorsiventral wird. So stehen bei Antithamnion cruciatum in zerstreutem Licht die aufeinanderfolgenden Auszweigungen annähernd gekreuzt; bei einseitigem Lichteinfall dagegen stellen sie

sich alle in eine Ebene, die senkrecht zur herrschenden Lichtrichtung steht. Andere Objekte bilden sich immer dorsiventral aus, das Licht entscheidet nur, welche Seite zur Rücken-, welche zur Bauchseite wird. So treten an den Sprossen von Lepismium radicans, Hedera Helix die Wurzeln nur auf der Schattenseite auf; am Rhizom von Caulerpa bilden sich auf der Lichtseite die Blätter, auf der Gegenseite die Wurzeln, und an den Farnprothallien entstehen Wurzelhaare und Geschlechtsorgane, an dem Thallus der Marchantien die Wurzelhaare vorzugsweise auf der Schattenseite, das Assimilationsparenchym auf der Lichtseite. Auch bei Laubmoosen (Němec 1906) und bei höheren Pflanzen kann die Lichtrichtung die Dorsiventralität bestimmen: z. B. bei Thuja (Frank 1873) und bei Begonia (C. Rosenvinge 1889). In den meisten Fällen gelingt es dann, durch Aenderung der Beleuchtungsrichtung die Dorsiventralität des neuen Zuwachses umzukehren: Farnprothallien z. B. können bei Beleuchtung von unten her, zur Ausbildung der Geschlechtsorgane auf der Oberseite gezwungen werden; bei den Marchantien dagegen ist eine einmal induzierte Dorsiventralität sofort fixiert, und der Neuzuwachs richtet sich nicht mehr nach äußeren Faktoren, sondern nach dem fertigen Teil, dessen weiteren Aufbau er fortsetzt.

In nahem Zusammenhang mit der Dorsiventralität steht die Heterotrophie (Wiesner 1892), die Erscheinung, daß Dickenwachstum und Blattbildung auf der Ober- und Unterseite eines dorsiventralen Sprosses verschieden ausfällt. Eine besonders auffallende Heterotrophie liegt z. B. in der verschiedenen Größe der Blätter (Anisophyllie) vor, die im Extrem dahinführt, daß die oberseits stehenden so klein ausfallen, daß sie nur noch bei genauer Untersuchung wahrnehmbar sind. Solche Extreme pflegen freilich erblich fixiert zu sein (habituelle Anisophyllie); minder auffallende Anisophyllie ist durch äußere Faktoren bedingt, unter denen die Lichtrichtung häufig eine gewisse Rolle spielt (Nordhausen 1901, Figdor 1904).

Begnügen wir uns mit diesen Beispielen, und fragen wir zum Schluß noch nach der Bedeutung der Qualität des Lichtes, oder nach der Farbe, nach der Wellenlänge der Strahlen. Da ergibt sich die sehr auffallende Tatsache, daß in allen Wachstums- und Gestaltungsprozessen die stärker brechbaren Strahlen die wirksamen sind. In vielen Fällen hat man konstatieren können, daß die schwächer brechbaren, denen bei der CO_2-Assimilation der Löwenanteil zufällt, morphogenetisch wie Dunkelheit wirken (Sachs 1864, Wiesner 1893). Man sieht also, wie wenig die Aufhebung der CO_2-Assimilation mit dem Etiolement zu tun hat, denn grüne Pflanzen etiolieren trotz stattfindender Assimilation im roten Licht.

Von besonderem Interesse ist der Einfluß der Lichtqualität auf die Farben der Pflanze. Das Chlorophyll kann sich, wie Reinke gezeigt hat (1893), im Licht von allen Wellenlängen zwischen den Fraunhoferschen Linien A und H ausbilden, am besten wirken aber die zwischen B und D gelegenen Strahlen. Doch nicht alle Farbstoffe verhalten sich ebenso. Insbesondere für die Begleitfarbstoffe des Chlorophylls, die sich bei gewissen Algen finden, sind neuerdings sehr interessante Angaben von Gaidukow gemacht worden. Mehrere Algen sollen die Fähigkeit der „chromatischen Adaptation" haben, sie sollen die Farbe ihrer Chloroplasten komplementär zu der herrschenden Lichtfarbe entwickeln. So hat Gaidukow (1906)

e blaugrüne Alge (Phormidium tenue) bei Verwendung von spektral
legtem elektrischem Licht im Laufe weniger Stunden in den stark
chbaren Strahlen gelb-gelbbraun sich verfärben sehen, während sie
len roten Strahlen blaugrün blieb. In ähnlichen Versuchen nahm die
e Porphyra in den roten und gelben Strahlen einen grünen Ton
In Anbetracht der großen Wichtigkeit dieser Entdeckung für die
ge nach dem Zusammenhang zwischen Lichtfarbe und Assimilation
l. S. 148) wäre es sehr erwünscht gewesen, wenn GAIDUKOW auf
ge naheliegende Einwände, die man seinen Beobachtungen gegen-
r machen kann, eingegangen wäre. Insbesondere hätte er erörtern
len, wie die chromatisch adaptierten Zellen sich weiterhin verhalten,
sie nicht etwa in der Folge absterben.
Auch Strahlen außerhalb des sichtbaren Teiles des Spektrums
nen von Einfluß auf die Pflanzengestalt sein. Eine Zeitlang schrieb
n dem ultravioletten Licht einen ganz besonderen Einfluß in dieser
sicht zu. Die betreffenden, von SACHS (1887) herrührenden An-
en haben sich aber nicht bestätigen lassen (vgl. Vorlesung 28).
h die Wirkung von Röntgenstrahlen und noch moderneren Strahlen
schon studiert worden, ohne indes zu physiologisch interessanten
ultaten zu führen (KOERNICKE 1904, 1905).

Vorlesung 25.

Aeußere Ursachen des Wachstums und der Gestaltung II.

Neben der Wärme und dem Licht ist die Schwerkraft als ein
tor zu nennen, der vielfach Wachstum und Gestalt der Pflanze
influßt. Zunächst wollen wir durch einige Beispiele illustrieren,
die Gewichtswirkungen des ganzen Pflanzenkörpers und
er Teile entweder unschädlich oder gar dem Leben dienstbar
acht sind. Ein großes Gewicht, zumal ein großes spezifisches Ge-
ht, ist der Verbreitung der Samen durch die in der Natur ge-
enen rein mechanischen Mittel hinderlich; so sehen wir denn bei
en Samen Schwimm- oder Flugvorrichtungen der mannigfaltigsten
ausgebildet. Bei Wasserpflanzen finden wir auch an den Vege-
onsorganen Schwimmvorrichtungen; das Wasser übernimmt die
t der Pflanzenorgane, die die Landpflanzen selbst zu tragen haben.
Landpflanzen haben dementsprechend auch spezifisch mechanische
vebe ausgebildet, die bei den Wasserpflanzen zurücktreten. Eine
ondere Stellung nehmen dann wieder die Schling- und Kletter-
nzen ein, die durch eigenartige Einrichtungen (Vorl. 34 und 37)
n befähigt sind, Stützen aller Art zu benutzen, und die dadurch
Ausbildung eines eigenen Skelettes mehr oder weniger über-
en sind.
Das alles sind Eigentümlichkeiten der Pflanze, die wir als ge-
en hinnehmen müssen, und die nicht die direkte Folge der

Schwerkraftwirkung auf das einzelne Individuum sind. Wichtiger sind für uns die dem Experiment zugänglichen Wirkungen der Schwerkraft. Auch bei ihnen handelt es sich vielfach um die Wirkung des Gewichtes ganzer Organe, also um Zug oder Druck, und in diesem Fall ist die Schwerkraft ohne weiteres durch andere ziehende oder drückende Kräfte ersetzbar. Andrerseits übt aber die Schwerkraft noch eine spezifische Wirkung aus, die sich, auch wenn das Gewicht des ganzen Organs z. B. durch eine Stütze oder durch Eintauchen in Wasser eliminiert ist, in den einzelnen Zellen oder Zellteilen geltend macht. Mit dieser spezifischen Schwerewirkung werden wir beginnen; die Besprechung der Wirkungen von Zug und Druck behalten wir uns für später vor. Die spezifische Schwerewirkung äußert sich vor allen Dingen in der Richtung, welche die Pflanzenorgane im Raum einnehmen, und in die sie zurückkehren, wenn sie eine Verschiebung erfahren haben. Diese Bewegungen werden freilich durch Gestaltsveränderungen ausgeführt, wir behandeln sie aber erst in anderem Zusammenhang (Vorl. 33 und 34). Es mag aber gleich hier bemerkt sein, daß sowohl bei diesen Bewegungen als auch bei den hier zu besprechenden Wachstums- und Gestaltungserfolgen die Schwerkraft durch die Zentrifugalkraft ersetzt werden kann. Daraus wird man schließen dürfen, daß es die „Massenbeschleunigung" ist, die direkt oder indirekt auf die Pflanzen einwirkt.

Der Umstand, daß wir die Schwerkraft durch die Zentrifugalkraft ersetzen können, erlaubt uns die Frage nach dem Einflusse der Intensität der Beschleunigung aufzuwerfen. Die Versuche von Elfving (1880) und Schwarz (1881) haben gezeigt, daß das Wachstum durch mäßige Verstärkung oder Abschwächung der Massenbeschleunigung nicht verändert wird. Erst bei hohen Schleuderkräften, die Störungen in der Anordnung des Zellinhaltes bedingen, treten auch Störungen im Wachstum ein (Andrews 1902).

In der Natur spielt die Frage nach der Intensität der Massenbeschleunigung schon aus dem Grunde keine Rolle, weil die Intensitätsdifferenzen der Schwerkraft auf der Erde zu geringe sind. Von um so größerer Bedeutung ist aber die Richtung, in der die Schwerkraft die Pflanze trifft. Denn sehr häufig hängt die Symmetrie eines Pflanzenteiles davon ab, in welcher Lage er sich zur Schwerkraft befindet; er ist radiär, wenn seine Längsachse mit der Schwerkraftrichtung zusammenfällt, dagegen dorsiventral, wenn das nicht zutrifft. Die Dorsiventralität äußert sich in der Verteilung und in der Ausgestaltung der Seitenglieder; am dorsiventralen Stamm sind die Zweige oder die Blätter entweder überhaupt nur auf der Oberseite ausgebildet, oder es unterscheiden sich, bei allseitiger Ausbildung, die Organe der Oberseite durch ihre Größe von denen der Unterseite (Heterotrophie). An der Anisophyllie ist die Schwerkraft meist mehr als das Licht beteiligt (vgl. S. 374). Die Wurzeln pflegen an dorsiventralen Organen nur auf der Unterseite zu erscheinen. Dabei kann sich die Dorsiventralität entweder schon am Vegetationspunkt, also bei der Anlage der Organe, oder erst später bei ihrer Entfaltung geltend machen. Namentlich der letztere Fall ist sehr verbreitet und läßt sich besonders gut an Stecklingen, z. B. denen der Weide, demonstrieren (Voechting 1878). Wird ein solcher Steckling im feuchten Raum in normaler Orientierung aufgehängt, so bildet er an seiner Spitze radiär angeordnete Seitensprosse, an der

Basis eben solche Wurzeln; ein mittlerer Teil bleibt frei von Auszweigungen. Wird der Steckling horizontal gelegt, so treten die Auszweigungen an den beiden äußersten Punkten in gleicher Weise wie bisher auf; es kommen aber auf der Oberseite, von der Spitze aus basalwärts schreitend, noch eine Anzahl von Seitenzweigen und auf der Unterseite eine Anzahl von Wurzeln hinzu; der Zweig ist also dorsiventral geworden. Wird endlich der Steckling invers aufgehängt, so daß er also seine Spitze nach unten, seine Basis nach oben kehrt, so sieht man wiederum die größten Wurzeln an der Basis, die größten Sprosse an der Spitze, aber beiderlei Bildungen schreiten weiter nach dem anderen Pol vor als bei Normalstellung. Es ist also ein deutlicher Einfluß der Schwerkraft auch in diesem Fall zu bemerken, aber es gelingt der Schwerkraft nicht, die existierende Polarität umzuändern. Das gleiche zeigt sich auch an gewissen Kulturrassen mancher Bäume, den sog. Trauerbäumen. Die hängenden Zweige derselben fahren trotz ihrer inversen Stellung fort, an der Spitze Seitenzweige zu bilden (VOECHTING 1878).

Es ist bisher auch noch kein Fall bekannt geworden, wo die Schwerkraft analog wie das Licht, z. B. bei Equisetum, die Polarität am Vegetationspunkt oder in der Eizelle induziert hätte; es erscheint aber nicht ausgeschlossen, daß derartige Erfahrungen noch gemacht werden. — Die angeführten Beispiele könnten noch beträchtlich vermehrt werden, doch ist im ganzen der morphogene Einfluß der Schwerkraft, der seinerzeit von HOFMEISTER sehr überschätzt wurde, recht gering. Die Schwerkraft hat für die Gestalt der Pflanze bei weitem nicht die Bedeutung, wie das Licht.

Das Längenwachstum dagegen wird allgemein in nennenswerter Weise von der Schwerkraft beeinflußt. Invers orientierte Organe wachsen durchgehends langsamer als normal orientierte (HERING 1904). Wenn Sprosse und Wurzeln zur Schwerkraftrichtung schief orientiert sind, so wachsen ihre Oberseite und Unterseite verschieden schnell, und es kommt zu den Krümmungen, die wir später (Vorl. 33) betrachten wollen.

Auch die Ausbildung der Gewebe vollzieht sich bei einseitiger Einwirkung der Schwerkraft ungleich. In Zweigen, deren ausgewachsene Zone in eine geneigte Lage gebracht ist, werden Kollenchym, Sklerenchym und Gefäße auf der Oberseite englumig und dickwandig, auf der Unterseite weitlumig und dünnwandig (BÜCHER 1906). Auch das Dickenwachstum erfolgt in geneigten Aesten exzentrisch.

Bei den Coniferen, jedoch auch bei Aesculus, findet man die Unterseite im Dickenwachstum gefördert, bei den Dikotylen umgekehrt, wenigstens anfangs, die Oberseite (WIESNER 1895, 1896). Ausführliche Untersuchungen liegen über die Coniferen vor. HARTIG (1901) zeigte, daß die stärkere Verdickung der Unterseite auch am Hauptstamm erzielt werden kann, wenn dieser horizontal liegt, und daß sie auch dann auftritt, wenn der Stamm genügend unterstützt wird, so daß die Gewichtswirkung auf die Unterseite ausgeschlossen ist, der Erfolg also nur der direkten Schwerkraftwirkung zugeschrieben werden kann (vgl. aber URSPRUNG 1905, 1906). Uebrigens zeichnet sich die Unterseite nicht nur durch stärkeres Dickenwachstum, sondern auch durch eine bestimmte Struktur und durch besondere mechanische Eigenschaften des erzeugten Holzes aus (SONNTAG

1904). Man nennt dieses seiner Farbe nach Rotholz; es besitzt eine hohe Druckfestigkeit, dagegen ist seine Zugfestigkeit nur halb so groß als die des sog. Weißholzes, das auf der Zweigoberseite entsteht. Da die Oberseite zumeist auf Zug, die Unterseite auf Druck in Anspruch genommen wird, so ist die Ausbildung dieser Gewebe demnach zweckentsprechend. — Aller Wahrscheinlichkeit nach (EWART 1906, HARTIG 1901) wird auch diese differente Ausbildung der sekundären Gewebe wenigstens zum Teil auf eine Wirkung der Schwerkraft zurückzuführen sein — doch dürften Zug- und Druckwirkungen mindestens mitbeteiligt sein. Dies gibt uns Veranlassung, uns nun die Wirkung mechanischer Faktoren auf das Wachstum näher anzusehen.

Ein Druck auf die wachsende Zelle muß das Wachstum hemmen und kann schließlich sogar zu seiner völligen Sistierung führen. Die am Wachstum gehinderten Zellen üben dann ihrerseits auf ihre Umgebung einen Druck aus, der oft zu recht bedeutenden mechanischen Leistungen führt. Wie PFEFFER (1893) zeigte, kommt dieser Außendruck dadurch zustande, daß die Zellwand durch Flächenwachstum entspannt und der ganze osmotische Druck gegen die äußere Widerlage gelenkt wird; in Einzelfällen konnte sogar eine Steigerung des osmotischen Drucks unter solchen Umständen wahrgenommen werden. Vielfach kann die Pflanze durch solche Druckwirkungen eine Beseitigung des äußeren Widerstandes erzielen; die Wurzel kann z. B. Felsen sprengen. — Bei mechanischer Wachstumshemmung pflegen die Zellen der Meristeme lange Zeit unverändert zu persistieren und nach Aufhebung der Hemmung ihr Wachstum wieder aufzunehmen. Zellen, die in Streckung begriffen waren, gehen allmählich in Dauerzustand über, wobei sie vielfach kleiner und weniger differenziert bleiben als unter normalen Bedingungen (NEWCOMBE 1894).

Umgekehrt wie ein Druck muß ein Zug auf die Zelle wirken. Man wird also eine Wachstumssteigerung in der Richtung des Zuges erwarten, und eine solche ist in der Tat leicht nachzuweisen, wenn man z. B. einen Stengel durch Gewichte dehnt. Der Zug hat aber bei Beginn seiner Wirkung noch einen Einfluß ganz anderer Art; er wirkt als Reiz und führt zu einer Wachstumsretardation, auf die erst später die eben besprochene Beschleunigung folgt (HEGLER 1893).

In zweiter Linie wäre zu untersuchen, ob Zug und Druck Einfluß auf die Ausbildung der Gewebe haben. Da man an reifenden Früchten eine zunehmende Ausbildung mechanisch wirksamer Elemente beobachten kann (vgl. KELLER 1904), lag es nahe, hierin eine Zug- oder Druckwirkung zu vermuten. Zahlreiche Experimentalstudien (VOECHTING 1902, WIEDERSHEIM 1902, BALL 1903, KELLER 1904) haben aber gezeigt, daß ein gleichmäßiger Längszug oder Längsdruck nirgends einen solchen Erfolg hat. (Vgl. aber WILDT 1906.) Um so auffallender ist, daß bei gewaltsamen Krümmungen und bei verhinderten geotropischen Krümmungen (BALL 1903, BÜCHER 1906) doch eigenartige anatomische Veränderungen auftreten. Bei gewaltsamer Krümmung wachstumsfähiger Laubsprosse nehmen die Kollenchym-, Sklerenchym- und Holzzellen auf der Konvexseite an Wanddicke zu, an Lumen ab; in Stengeln dagegen, die mechanisch an einer geotropischen Krümmung gehindert werden, tritt uns dieselbe Ausbildung der Gewebe an der Oberseite entgegen, also an der Seite, die ohne Hindernis konkav werden würde. Gemeinsam

ist den Stellen mit verstärkter Membranbildung in beiden Versuchen ein Zug, während jeweils die Gegenseiten sich unter Druck befinden. In diesen Gegenseiten findet aber die Ausbildung dünnwandiger, weitlumiger Elemente statt. Wenn also die Pflanze auch auf eine gleichmäßige mechanische Beeinflussung in der Längsrichtung nicht durch besondere Gewebebildung reagiert, so tut sie dies doch, wenn sie von Spannungsdifferenzen betroffen wird. Auch in der Ausbildung von Seitenorganen zeigt sich häufig ein Gegensatz zwischen Konkav- und Konvexseite. Besonders an gekrümmten Wurzeln (NOLL 1900) sieht man die Seitenwurzeln ausschließlich auf der Konvexseite auftreten (Fig. 101). NOLL hat sich bemüht zu zeigen, daß die Spannungsdifferenz zwischen den beiden Seiten nicht die Ursache der einseitigen Wurzelbildung sei, und er kommt dann zu der Schlußfolgerung, die Pflanze müsse auf die Krümmung als solche in der genannten Weise reagieren. — Wenn man aber die zweistrahlige Lupinenwurzel in zwei Längshälften zerlegt derart, daß jede einen Gefäßstrahl erhält und demnach auch ein Stück rhizogene Schicht führt, so zeigt sich, daß man jetzt Seitenwurzeln in ganz gleicher Weise erhält, einerlei ob die Mutterwurzel konkav, konvex oder gerade ist. Wir glauben daraus schließen zu müssen, daß in der intakten Wurzel eben doch die Spannungsdifferenz zwischen den rhizogenen Schichten zur einseitigen Unterdrückung der Seitenwurzeln führt.

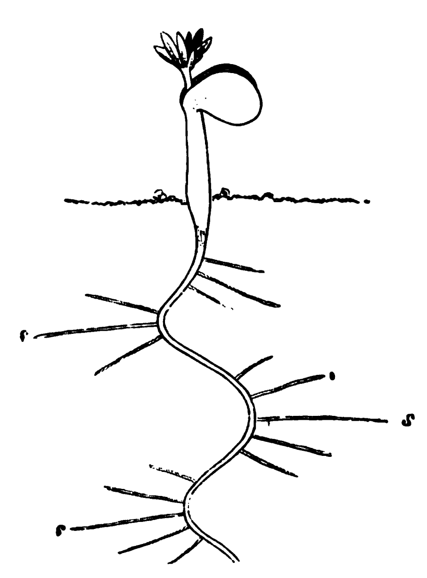


Fig. 101. Junge Lupine mit bogig gewachsener Hauptwurzel. Die Seitenwurzeln sind ausschließlich auf den Konvexseiten entwickelt. Nach NOLL. Aus „Bonner Lehrbuch".

Im Vorübergehen erwähnen wir, daß auch bei der Zellteilung mechanische Einflüsse beobachtet worden sind; die neu auftretenden Scheidewände stellen sich, wenn sie nicht durch andere Momente gehindert werden, in die Richtung des Druckes, und senkrecht zur Richtung des Zugs (KNY 1901). Eine ganz auffallende Reizwirkung tritt uns dann ferner bei einer besonderen Art von Druck entgegen, bei einem Druck, der nahe benachbarte Partien der Pflanze mit verschiedener Intensität trifft. Ein solcher als „Kontakt" bezeichneter Druck wird durch feste Körper, insbesondere solche mit rauher Oberfläche hervorgerufen. Reizbarkeit durch Kontakt wird uns besonders bei gewissen Bewegungserscheinungen entgegentreten, aber auch im Gebiete der Organbildung finden sich nicht wenige Beispiele für sie. So zeigen z. B. die Wurzelhaare im Kontakt mit Bodenbestandteilen eine Wachstumshemmung und schmiegen sich den Unebenheiten des Kontaktkörpers auf das Vollkommenste an. Eigenartige Kontakterfolge sind ferner bei den Ranken von Ampelopsisarten bekannt ge-

worden, die durch Berührung ihrer Spitze mit einem festen Körper zur Ausbildung besonderer Haftscheiben veranlaßt werden (LENGERKEN 1885). Mucor stolonifer schließlich macht Stolonen, die, wenn ihre Spitze mit dem Substrat in Berührung kommt, sich mit einigen Rhizoiden festklammern und dann zur Bildung von Sporangienträgern übergehen (WORTMANN 1881).

Die angeführten Beispiele von Beeinflussung des Wachstums durch Zug und Druck mögen genügen, und wir wollen uns nun zu anderen Einflüssen der Außenwelt wenden, die bald chemisch, bald physikalisch wirksam sind. Da jedes Wachstum an das Vorhandensein von Nährstoffen gebunden ist, so sind sämtliche früher behandelten unentbehrlichen Nährstoffe als Wachstumsbedingungen zu bezeichnen, und jeder derselben muß zum mindesten in einer bestimmten kleinsten Menge gegeben sein, damit Wachstum überhaupt eintritt. Ein Ueberfluß der anderen nutzt aber der Pflanze nichts, wenn e i n e r in zu geringer Quantität vorhanden ist. Es erfolgt dann Wachstum im Hungerzustand, und dieses führt zumeist zu einer Verkleinerung der ganzen Pflanze, einer Verkleinerung, die man als „h a r m o n i s c h“ bezeichnet hat, weil wenigstens auf den ersten Blick a l l e Teile in gleicher Weise reduziert erscheinen. Bei genaueren Studien (GAUCHERY 1899), insbesondere bei Berücksichtigung der Anatomie zeigte sich freilich, daß die geringe Größe der Zweige nicht einfach durch Verkleinerung aller Teile zu stande kommt. Einen Begriff vom Aussehen solcher Pflanzen geben z. B. die Angaben von HEINRICHER (1896), der Pflanzen von Sinapis nigra beobachtete, die bei Dichtsaat auf schlechtem Boden nur eine Höhe von 18 mm erreichten, dabei aber eine Blüte und aus dieser sogar ein S c h ö t c h e n produzierten. Aehnliche Kümmerlinge erzielte LÜPKE (1888) in kalifreien Kulturen, und auch Fig. 102 stellt einen solchen vor. Die geringe Größe, die demnach manche Pflanzen bei Nährstoffmangel annehmen, kann als eine Anpassungserscheinung betrachtet werden, da es so dem Organismus ermöglicht wird, seine Entwicklung abzuschließen, während bei Verwendung der Nährstoffe zu Organen normaler Größe vielleicht nur ein einziges Blatt gebildet werden könnte, womit dann die Entwicklung zum Stillstand gelangt wäre. Die h a r m o n i s c h e Verkleinerung ist aber nicht die einzige Reaktion der Pflanze auf Nährstoffmangel, vielmehr tritt in besonderen Fällen auch unharmonisches Wachstum ein. Man findet nämlich bei M a n g e l an S t i c k s t o f f, doch auch an Phosphor, eine U e b e r v e r l ä n g e r u n g von Wurzeln, Wurzelhaaren, Internodien (NOLL 1901, BENECKE 1903, SCHÖNE 1906). Man kann dieselbe als „Etiolement“ bezeichnen, und in ihrer biologischen Bedeutung schließt sie sich offenbar an das Lichtetiolement eng an. — Mit der Zunahme der



Fig. 102. Rosenkeimling, der im botanischen Garten in Straßburg nach Ausbildung weniger Blätter, im ersten Jahr zur Blütenbildung schritt. Nat. Gr.

einzelnen Nährstoffe tritt dann schließlich für jeden bei einer gewissen Menge das Optimum seiner Wirkung ein, und nach Ueberschreitung desselben beginnen, entweder durch osmotische oder durch chemische Wirkung, Schädigungen einzutreten, die schließlich oberhalb eines gewissen Maximums zum Tod führen.

Eine besondere Rolle unter den Stoffen, die den meisten Pflanzen unentbehrlich sind, spielt der Sauerstoff. Er ist ja kein „Nährstoff" im gewöhnlichen Sinne des Wortes, denn er steht nicht mit dem aufbauenden, sondern mit dem destruktiven Stoffwechsel, mit der Atmung, in Beziehung. Das Wachstum wird durch die Konzentration des gebotenen Sauerstoffes in sehr erheblicher Weise beeinflußt. Auch wenn dafür gesorgt wird, daß der Luftdruck im ganzen unverändert bleibt, so pflegt auf eine Abnahme des Sauerstoffes eine Wachstumsbeschleunigung einzutreten. In manchen Fällen ist auch bei Zunahme der Partiärpressung des Sauerstoffes eine Vergrößerung der Wachstumsgeschwindigkeit wahrgenommen worden. Unter allen Umständen kann man aber den Sauerstoffgehalt der Luft so steigern und so verringern, daß er wachstumshemmend oder schließlich tödlich wirkt (Maximum und Minimum des Sauerstoffs). In der Lage dieser Punkte treten uns zunächst einmal spezifische Differenzen entgegen. Das Maximum liegt sehr tief bei einigen Anaeroben; so z. B. 0,001 Atm. bei Bactridium butyricum; 0,003 Atm. bei Clostridium butyricum; 0,01 beim Rauschbrandbazillus; 0,2 bei den Schwefelbakterien; 0,7 bei den Thiobakterien. Rei vielen fakultativen Anaerobionten und bei Aeroben steigt es dann bis zu Werten von 9 Atm. (Porodko 1904). Ebenso hat auch jeder Organismus sein spezifisches Minimum, das bei den Schimmelpilzen im ganzen höher ist als bei den Bakterien; für Phycomyces liegt es z. B. bei 0,6 Volumproz. Sauerstoff. Die echten Aerobionten können daher unter Umständen, die zur intramolekularen Atmung führen, Wachstum im allgemeinen nicht mehr ausführen (Wieler 1883 u. 1901), oder es kommt höchstens noch zu einer recht geringfügigen Verlängerung (Nabokich 1901/2). Die Distanz zwischen Minimum und Maximum ist ganz außerordentlich verschieden und es entspricht durchaus nicht einem niedrigen Minimum auch ein niedriges Maximum. Namentlich die fakultativ Anaeroben zeichnen sich nach Porodko durch sehr weit auseinanderliegende Kardinalpunkte aus, während die obligat Anaeroben sehr enge Grenzen haben. — Neben den spezifischen Differenzen treten nun in der Lage von Maximum und Minimum auch individuelle Verschiedenheiten auf, und Wund (1906) hat gezeigt, daß die verschiedenen Wachstumsfunktionen des Organismus, wie Sporenbildung, Sporenkeimung, Wachstum in verschiedener Weise vom Sauerstoff abhängig sind.

Wie bemerkt, wirken viele der Pflanze unentbehrliche Stoffe bei einer bestimmten Konzentration schädlich, und wenn die Schädigung auf chemische Wirkung zurückzuführen ist, dann kann man diese Stoffe „Gifte" nennen. Viele pflanzliche Stoffwechselprodukte sind namentlich für andere Organismen giftig. Für den Organismus, der sie erzeugt, können Stoffwechselprodukte auch nützlich sein (Nikitinski 1904, Rahn 1906), und wenn sie schädigen, so pflegt diese Wirkung sich meist erst bei höherer Konzentration einzustellen. So tritt mit der Zunahme z. B. des Alkohols oder der Säuren bei manchen Gärungen schließlich eine Entwicklungshemmung ein, und auch die

in höheren Pflanzen auftretenden Produkte können schädlich wirken, wie z. B. die Kohlensäure oder die Oxalsäure. Für die Kohlensäure steht fest (CHAPIN 1902), daß sie Wurzeln schon in einer Konzentration von 5 Proz. im Wachstum hemmt, während erst durch 25—30 Proz. das Wachstum sistiert wird. Für Stengel sind die entsprechenden Zahlen 15 Proz. und 20—25 Proz. Eine Vermehrung des CO_2-Gehalts der Luft auf einige Prozent begünstigt die Entwicklung der grünen Pflanze entschieden, und es ist schwer verständlich, wie BROWN und ESCOMBE (1902) zu gegenteiligen Resultaten kommen konnten. In der Natur wird es freilich nicht leicht zu solchen Anhäufungen von CO_2 kommen, da diese von der grünen Pflanze zerlegt und damit unschädlich gemacht wird. — In anderer Weise können etwa die Oxalsäure oder sonstige saure Stoffwechselprodukte unschädlich gemacht werden, nämlich durch Bildung unlöslicher Salze.

Aber auch Körper, die in der Pflanze niemals vorkommen, und denen sie wohl in der Natur gar nicht zu begegnen pflegt, sind oft sehr heftige Gifte, d. h. sie wirken schon in größter Verdünnung wachstumshemmend. Eine Aufzählung dieser Gifte ist hier nicht geboten. Wir haben nur zu bemerken, daß viele Stoffe für Tiere und Pflanzen gleich giftig sind, während andere selbst auf naheverwandte Organismen ganz verschieden wirken. Das erklärt sich vielleicht zum Teil dadurch, daß das Protoplasma nicht überall identisch zusammengesetzt ist, vor allem aber dadurch, daß bezüglich des Eindringens der Gifte in das Protoplasma auffallende Differenzen bestehen. So hat PULST (1902) zeigen können, daß Kupfervitriol, das im allgemeinen, wie die meisten Salze von Schwermetallen, ein heftiges Gift ist, auf Penicillium wohl nur deshalb keinen Einfluß hat, weil es von diesem Pilz nicht aufgenommen wird. Ganz unverständlich ist uns aber, daß Zucker und Pepton, die für die Mehrzahl der Pflanzen vorzügliche Nährstoffe und nichts weniger als giftig sind, bei den Nitrobakterien (vgl. S. 269) so heftige Giftwirkungen verursachen.

Von ganz besonderem Interesse aber bleibt die Tatsache, auf die auch schon früher (S. 99) aufmerksam gemacht werden mußte, daß manche Gifte in schwacher Konzentration nicht nur keine schädigende Wirkung haben, sondern durch Steigerung der Atmung und der Stoffwechseltätigkeit den Organismus fördern.

Chemische „Reizung“ treffen wir dann ferner auch bei vielen Stoffen, die keine Gifte sind, und die Nährstoffe sein können aber nicht zu sein brauchen. Jedenfalls hängt dann ihre Wirkung nicht mit ihrem Nährwert zusammen. Dahin gehört z. B. der wachstumsauslösende Erfolg, wie er teils bekannten, teils auch unbekannten Stoffen, insbesondere bei der Keimung von Sporen und Pollenkörnern, sowie auch von Samen, zukommt. Im folgenden einige Beispiele: Die Pollenkörner von Mussendaeaarten keimen nach den Beobachtungen von BURCK (1900) in destilliertem Wasser nur dann, wenn demselben ein Stückchen der Narbe beigelegt wird. Wahrscheinlich enthält die Narbe Lävulose, denn von allen geprüften Stoffen, insbesondere unter den Zuckerarten, war sie die einzige, die wirkte, wenn auch nur ganz minimale Spuren geboten wurden. Wenn es sich hierbei um den Gewinn eines zum Wachstum nötigen Stoffes handelte, dann wäre schwer verständlich, warum nicht Dextrose denselben Dienst leisten sollte. Wenn die Wirkung der Lävulose aber bloß in einem Wachstumsreiz besteht, dann ist die große Spezialisierung

begreiflich. Auch zeigen nahverwandte Spezies oft sehr bedeutende Unterschiede; der Pollen von Pavetta javanica keimt nur in dem Extrakt seiner eigenen Narbe oder dem von Pavetta fulgens, nicht aber in dem anderer Arten. — Im Anschluß hieran sei erwähnt, daß nach DE BARY (1884) die Sporen von Completoria, Protomyces, Synchytrium meist nur auf ihren Wirtpflanzen zur Keimung gebracht werden, und daß Orobanche und Lathraea nur in der Nähe der passenden Nährwurzel ihre Entwicklung beginnen. Es kann nicht bezweifelt werden, daß auch in diesen Fällen der Wachstumsreiz von bestimmten chemischen Substanzen ausgeht, die aus den Nährpflanzen herausdiffundieren; doch sind diese noch nirgends isoliert worden. Auch bei der Keimung der Samen von Wasserpflanzen spielen chemische Reize eine große Rolle (A. FISCHER 1907).

Daß endlich chemische Reize auch gestaltend wirken können, soll hier an Basidiobolus dargetan werden. Weitere Beispiele dafür werden wir noch bei der Besprechung der Gallbildung kennen lernen. Basidiobolus ranarum ist ein Pilz aus der Familie der Entomophthoreen; man findet ihn in den Exkrementen der Frösche, und er kann wie viele Pilze in einer Nährlösung, die neben den nötigen Aschesubstanzen Zucker + Pepton, oder auch nur Pepton allein enthält, gut kultiviert werden. In dieser Lösung bildet dann der Pilz verzweigte zylindrische Fäden, die durch senkrecht zur Oberfläche stehende Wände in Zellen gegliedert sind. Wachstum und Zellteilung gehen, solange die Nährstoffe in genügender Menge vorhanden sind, unbegrenzt in der gleichen Weise weiter. Durch Veränderung in der Ernährung kann man aber auffallend anders aussehende Formen erzielen (RACIBORSKI 1896). Wird in der Nährlösung die Konzentration stark erhöht, indem man etwa statt 10 Proz. Zucker 20 Proz. gibt, oder auch Kochsalz oder einen anderen mineralischen Bestandteil in einer Menge von 6—10 Proz. zusetzt, so wird das Längenwachstum gehemmt, die Zellen werden mehr kuglig, und die Teilungen erfolgen nicht mehr in rein querer Richtung, sondern vielfach auch schief (Fig. 103 *I*). Schließlich hört, insbesondere bei höherer Temperatur, die Zellteilung bei fortlaufendem Wachstum und bei weitergehender Kernteilung ganz auf, man erhält vielkernige Riesenzellen wie Fig. 103 *II* und *III*. Damit sind wir dann allerdings zu Formen gelangt, die nicht mehr normal sind, denn sie haben die Entwicklungsfähigkeit eingebüßt und können nicht mehr zu „normalen“ Zellenformen zurückkehren. Nicht minder auffallende aber doch „normale“ Gestalten erzielt man durch qualitative Veränderung der Nährlösung, wenn man Zucker als C-Quelle beibehält, als N-Quelle aber statt des Peptons Ammoniak oder verwandte Körper (Amine) wählt. Auch jetzt werden die Zellen mehr rundlich, und die Teilungen erfolgen unregelmäßig nach allen Richtungen des Raumes; weiterhin zeigt sich aber dann eine auffallende, mit Schichtung verbundene Wandverdickung (Fig. 103 *IV*),



Fig. 103. Basidiobolus ranarum. Nach RACIBORSKI (1896). *I* In 20 % Glukoselösung gewachsen. *II* Bei hoher Temperatur in 10 % Glyzerin kultiviert. *III* Riesenzellen bei gleicher Kultur; ohne Scheidewände, aber mit vielen Kernen. *IV* In Glukose und Ammonsulfat erwachsenes Palmellastadium.

die sich an den Tochterzellen wiederholt. So ist dann die Einzelzelle schließlich nicht nur von der eignen Membran, sondern auch von der ihrer Mutterzelle und eventuell Urmutterzelle umschlossen. Aber die Membranen lösen sich allmählich auf, die Zellen werden frei, trennen sich voneinander und runden sich ab. Diese Wuchsform erinnert an die gewisser niederer Algen und soll deshalb auch wie bei diesen als „Palmella"form bezeichnet werden. Bei Konstanz der Ernährungsbedingungen kann Basidiobolus unbegrenzt in dieser Palmellaform weiterwachsen.

Von anderen morphogenen Wirkungen von Chemikalien erwähnen wir nur noch, daß Stichococcus in konzentrierter Zuckerlösung erheblich längere Zellen erzeugt als sonst (Artari 1904), und daß Spirogyra durch Aether zu tonnenförmiger Anschwellung seiner sonst zylindischen Zellen veranlaßt wird (Gerassimoff 1905).

Wenn wir dem Wasser zum Schlusse unserer Betrachtung über stoffliche Einflüsse eine besondere Besprechung widmen, so geschieht das darum, weil es neben chemischen zweifellos in erster Linie physikalische Wirkungen ausübt, indem es den Quellungs- und Turgeszenzzustand der Pflanze und damit ihre Elastizitäts- und Druckverhältnisse beeinflußt. Nach Entziehung des Wassers hört jede Lebenstätigkeit, also auch das Wachstum, völlig auf. Gewisse Pflanzen aber konservieren im eingetrockneten Zustand ihre Lebensfähigkeit. Viele Moose, Flechten und selbst manche Selaginellen können den Zustand der Lufttrockenheit ohne dauernde Schädigung ertragen, d. h. nach erneuter Wasseraufnahme setzen sie ihr Wachstum fort; die Mehrzahl der vegetativen Zustände der Pflanzen aber ist nach einem einmaligen Austrocknen tot (vgl. Rabe 1905). In weiter Verbreitung findet sich die Austrocknungsfähigkeit unter den Ruhe- und Dauerzuständen der Pflanzen, also unter den „Sporen" und Samen vor; bei manchen niederen Pflanzen wird sogar nicht selten die Bildung derartiger Organe direkt durch Wasserverlust veranlaßt. Diese Dauerzustände können dann vielfach einen noch höheren Grad von Trockenheit ertragen, als die einfache Lufttrockenheit; manche Samen können, ohne getötet zu werden, den Wasserverlust überstehen, den eine Erhitzung auf 100—110° C mit sich bringt, während manche Moose schon durch die Austrocknung im Exsikkator ihr Leben verlieren. Wie überall, so sehen wir aber auch hier bei Pflanzen, die unter besonderen Lebensbedingungen wachsen, besondere Eigentümlichkeiten entwickelt. Pflanzen, deren Samen normalerweise nie austrocknen, besitzen vielfach auch die Austrocknungsfähigkeit nicht.

Lange vor Erreichung der Lufttrockenheit tritt die Vernichtung des Turgors ein, die sich äußerlich am „Welken" der Pflanzenteile kenntlich macht. Die Fähigkeit, das „Welken" zu ertragen, ist wieder spezifisch verschieden. Einzelne Sukkulenten können selbst Wasserverluste bis zu 90 Proz. ohne dauernde Schädigung überstehen, andere Pflanzen können nur etwa der Hälfte ihres Wassers beraubt werden. Nach Aufhebung der Turgeszenz hört aber das Wachstum überall auf. Der Wasserverlust kann nun entweder durch Transpiration bei ungenügendem Wasserzufluß, oder auch durch osmotische Mittel, durch Anwendung solcher Salzlösungen, die keinen chemischen Einfluß haben, bewirkt werden. Der Erfolg ist in beiden Fällen nicht identisch und das ist schon aus dem Grunde begreiflich, weil bei osmotischer Wasserentziehung vielfach, wie früher besprochen wurde,

durch Eindringen des Salzes oder durch Neuschaffung von osmotisch wirkenden Stoffen eine Reaktion erfolgt, die an einer welken Pflanze nicht möglich ist. Auch wird eine welke Pflanze schwer in dem bestimmten Wassergehalt zu erhalten sein, sie wird entweder neues Wasser aufnehmen und sich erholen, oder sie wird noch mehr abgeben und zugrunde gehen. Dagegen kann man manche Pflanzen sehr lange in plasmolysiertem Zustande erhalten, Algen z. B. viele Wochen lang, ohne daß sie absterben; ein Wachstum aber ist nicht an ihnen zu bemerken, nur zur Neubildung von Membran kommt es. Schließlich wird wohl jede plasmolysierte Zelle zugrunde gehen. Eine Schädigung bringt aber schon jeder Wechsel der Konzentration, des osmotischen Druckes im Außenmedium, hervor, und die Schwankungen desselben, wie sie z. B. an der Mündung der Flüsse ins Meer, im Zusammenhang mit Ebbe und Flut, beobachtet werden, können nur wenige Algen ertragen (OLTMANNS 1891).

Nach diesen Ausführungen ist es selbstverständlich, daß die Wachstumsgeschwindigkeit und auch die endliche Größe eines jeden Organismus vom Wassergehalt abhängt, und dieser wird durch das Verhältnis von Aufnahme aus dem Boden zur Abgabe an die Luft reguliert. Neben vielen anderen Faktoren spielt also der Wassergehalt der Luft, sowie der Wasser- und Salzgehalt des Bodens eine Hauptrolle. Minimum, Maximum und Optimum sind aber auch hier für die verschiedenen Pflanzentypen höchst verschieden, ja selbst für die einzelnen Organe einer bestimmten Pflanze können sie ganz different ausfallen. Interessant sind z. B. die Untersuchungen von TUCKER und SEELHORST (1898) über den Einfluß des Wassergehaltes auf das Verhältnis zwischen Wurzeln und oberirdischen Organen des Hafers. Ein geringer Wassergehalt des Bodens spornt die Wurzel zu lebhaftem Wachstum an; sie kann aber trotz ihrer großen Oberfläche den oberirdischen Teilen nicht genug Wasser liefern, und deshalb bleiben diese klein, das Verhältnis zwischen Wurzel und Gesamternte ist 1 : 7,4, während es bei hohem Wassergehalt des Bodens auf 1 : 16,16 steigt. Im letzteren Fall bleibt die Wurzel klein, ihr Optimum ist schon überschritten. Es herrschen also zwischen Wurzel und Sproß zweckmäßige Korrelationen.

Es wäre nun noch auf die gestaltbedingenden Einflüsse von feuchter und trockener Luft hinzuweisen. Da wir in eine detaillierte Behandlung dieser Frage nicht eintreten können, weil der vorliegende Beobachtungsstoff ein zu reicher ist, so soll nur ein ganz allgemeines Resultat der Untersuchungen erwähnt sein. Es hat sich ergeben, daß Hemmung und Steigerung der Transpiration sehr häufig in der Weise wirken, daß sie ihr eigenes Regulativ erzeugen; der Bau der Pflanze weist in trockner Luft Einrichtungen zur Transpirationshemmung, in feuchter Luft zur Transpirationsförderung auf. Die Variabilität der Pflanze, auch der höheren Pflanze, ist, das haben die Studien auf diesem Gebiete ergeben, eine sehr viel größere als man noch vor 30 Jahren glaubte. Sie äußert sich sowohl in der äußeren Form, wie im anatomischen Bau. Die in feuchter Atmosphäre gewachsenen Individuen haben längere Internodien, längere Blattstiele und größere, aber auch dünnere Blattspreiten. In den Versuchen von KOHL (1886) wurden schwach transpirierende Blätter von Tropaeolum fünfmal so groß als die in trockener Luft und in trockenem Boden erwachsenen. Dabei werden die Organe „in feuchter Atmosphäre weniger aus-

modelliert“ (Kohl 1886), d. h. die Ausbuchtungen der Lamina werden schwächer, die Kanten der Stengel neigen zum Verschwinden; die Haarbekleidung wird in feuchter Atmosphäre verringert. Noch auffallender sind die anatomischen Unterschiede: bei starker Transpiration wird die Kutikula verstärkt, Kollenchym und Sklerenchym gefördert, die Gefäße werden weiter und zahlreicher, in den Blättern tritt reichlich Palisadenparenchym auf. Es fehlt aber zurzeit noch an einer kritischen Untersuchung der ganzen Frage: wir wissen nicht, wieviel von den beobachteten Erfolgen einfach auf Kosten von Differenzen im Wassergehalt der Pflanze, wieviel auf Verschiedenheiten in der eigentlichen Transpiration zu setzen ist, und im letzteren Fall wäre weiter zu untersuchen, ob die Wasserabgabe als solche einen Reiz ausübt, oder ob die mit der Transpiration in naher Beziehung stehende Versorgung mit Nährsalzen von maßgebender Bedeutung ist.

Sehr auffallende Veränderungen sind bei der Kultur im feuchten Raum an solchen Pflanzen gemacht worden, die normalerweise trockene Standorte bewohnen. Lothelier (1893) fand, daß durch große Luftfeuchtigkeit die Ausbildung von Dornen unterdrückt wird, es treten z. B. bei Berberis an Stelle der Dornen Blätter, bei Ulex beblätterte Zweige auf. Goebel (Organogr.), der diese Angaben nachuntersucht hat, konnte sie freilich nicht in vollem Umfange bestätigen; er fand nur eine Hemmung, keine völlige Unterdrückung der Dornbildung. Noch merkwürdiger sind die Erfolge, die Brenner (1900) an Sukkulenten erzielte. Unsere Fig. 99 (S. 369) zeigt den Habitus von Sempervivum assimile einmal (*I*) im normalen Zustand und bei *II* nach längerer Kultur im feuchten Raum. Bei schwacher Transpiration wird durch Streckung der Internodien die Wurzelrosette zunächst aufgelöst, später wird dann aber doch wieder eine neue Rosette ausgebildet. Die Blätter wachsen auf der Oberseite stärker als auf der Unterseite und krümmen sich dementsprechend im Bogen nach unten; gleichzeitig werden sie erheblich dünner. Diese Verringerung der Dicke, die Auflösung der Rosette (die auch von Wiesner (1891) bei anderen Pflanzen unter denselben Umständen beobachtet wurde) und schließlich auch gewisse anatomische Aenderungen, z. B. Vorwölbung der Epidermiszellen, betrachtet Brenner wohl mit Recht als Einrichtungen zur Transpirationssteigerung.

Viele von den im feuchten Raum beobachteten Form- und Strukturänderungen erinnern sehr an die in der Dunkelheit auftretenden. Sempervivum assimile z. B. löst auch im dunkeln Raum seine Rosette auf; es bildet sie hier freilich überhaupt nicht mehr, und seine Blätter werden noch erheblich kleiner. Vermehrung der Luftfeuchtigkeit wird aber in der Natur sehr häufig mit Lichtverminderung Hand in Hand gehen, und umgekehrt werden bei starker Insolation auch meistens die Bedingungen lebhafter Transpiration gegeben sein.

In der Natur wirkt eben wohl nur selten ein einziger Faktor auf die Gestalt der Pflanze ein. Wenn wir z. B. finden, daß unterirdische Zweige sich anatomisch und morphologisch von oberirdischen unterscheiden (Costantin 1883 u. 1886), so liegt die Ursache dafür zweifellos nicht nur in Differenzen in der Beleuchtung, sondern auch im Wassergehalt des Mediums, und es spielt vielleicht selbst der Kontakt mit den festen Bodenpartikeln eine gewisse Rolle. Ebenso wird der charakteristische Bau der Wasserpflanzen nicht nur mit den

Hemmung der Transpiration zusammenhängen, sondern auch mit den Aenderungen in der Zufuhr von Licht, Sauerstoff, Kohlensäure etc. In ähnlicher Weise werden mehrere Faktoren beteiligt sein bei der Ausbildung des alpinen Typus (BONNIER 1895), des Halophyten-Typus (SCHIMPER 1891, STAHL 1894) etc. Wir können auf weitere Details nicht eingehen, es genügt uns zu wissen, daß vielfach der Bau der Pflanze nicht ein für allemal fixiert ist, sondern daß er ein je nach äußeren Umständen wechselnder ist. — Auch das einfache Streckungswachstum wird in der Natur von so vielen Faktoren beeinflußt, daß die Bedeutung des einzelnen oft sehr schwierig zu erkennen ist. BLACKMANN (1905) (vgl. auch SMITH 1906) hat darauf aufmerksam gemacht, daß oft ein Faktor sich im Minimum befindet und dadurch der Wirkung anderer Einflüsse ein Ziel setzt. Auch im Experiment kann ein solcher „beschränkender Faktor“ eine Rolle spielen. Es kann z. B. die Kurve der Abhängigkeit des Wachstums von der Temperatur dadurch eine ganz unrichtige Gestalt bekommen, daß von einem gewissen Punkt an die Versorgung der wachsenden Zonen mit Wasser oder mit organischer Substanz nicht mehr ausreicht, wenn diese bei niedriger und auch wieder bei höherer Temperatur durchaus genügend ist (vgl. S. 143 und Fig. 30). Abhängigkeitskurven mit abgeschnittenem, längere Zeit geradlinig verlaufenden Gipfel dürften stets für die Wirkung eines einschränkenden Faktors sprechen.

Es erübrigt uns jetzt noch einen Blick auf die Beeinflussung der Pflanzengestalt durch andere Organismen zu werfen. Der Einwirkung solcher sozialer Einflüsse kann sich die Pflanze so wenig entziehen, wie sie der Wärme oder der Schwerkraft ausweichen kann, denn überall, wo Organismen überhaupt Gedeihen finden, kommen sie zu mehreren vor und machen sich den Raum, das Licht, die Nährstoffe streitig; sie treten also in Konkurrenz. Die Folge dieses Kampfes ist dann die, daß die Mehrzahl der Exemplare zugrunde geht, weil die Sieger ihnen die Nährstoffe oder das Licht entziehen; die Wirkung der Organismen besteht also in diesen Fällen nur in chemischen oder physikalischen Veränderungen, die sie in ihrer Umgebung schaffen, und die dann ihrerseits die Erfolge herbeiführen, die wir genannt haben. Anders wenn ein Organismus die Pflanze verletzt, wenn z. B. ein Tier Teile der Pflanze entfernt; dann können, sowohl durch die Verletzung selbst, wie auch infolge der Reaktion der Pflanze auf diese, eigenartige Veränderungen des Pflanzenkörpers zustande kommen. Die direkten Wirkungen der Verletzung bedürfen keiner Besprechung, die indirekten werden in der nächsten Vorlesung behandelt. Sehr bekannt sind dann ferner die Beziehungen zwischen Tierwelt und Pflanzenwelt, die bei der Uebertragung des Blütenstaubes durch Insekten und an den sog. Ameisenpflanzen wahrzunehmen sind. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die Pflanzen an den Besuch der Insekten angepaßt sind, und man nimmt an, daß sie sich an diesen angepaßt haben, also unter seinem Einfluß ihre Gestalt verändert haben. Das ist aber ein historischer Vorgang, der bisher einer experimentellen Untersuchung nicht zugänglich gewesen [illegible] schließen daher diese Fälle von unserer Betrachtung aus.

[illegible] den oben erwähnten physikalisch-chemischen Einwirkungen [illegible]smen auf ihre Umgebung und der damit zusammen- [illegible] Beeinflussung anderer Organismen gibt es aber auch eine

direkte Wirkung von Organismen aufeinander, wenn diese eine Lebensgemeinschaft bilden, wenn sie in Symbiose oder in „Antibiose" leben. Auch hier wird in letzter Linie die Ursache der oft außerordentlich großen Veränderungen der Struktur und des Aussehens in chemischen, eventuell auch mechanischen Beeinflussungen zu suchen sein, aber trotzdem ist es einmal, weil wir diese Ursachen im einzelnen nicht kennen, und zweitens, weil sie tatsächlich in der Natur stets von Organismen ausgehen, zweckmäßig, diese Erscheinungen hier im Zusammenhang zu behandeln. Wir wollen also einige Beispiele für morphogene Wirkungen anführen, die durch Symbiose oder durch Parasitismus zustande kommen.

Abweichungen von der normalen Pflanzengestalt, die durch Parasiten bewirkt werden, nennt man Gallen[1]). Als Gallerzeuger treten unter den Pflanzen in erster Linie die Pilze, daneben auch Bakterien (vgl. S. 277), Myxomyceten und Algen auf; die Parasiten von höherer Organisation werden gewöhnlich nicht mit zu den Gallerzeugern gerechnet, obwohl auch sie „Abweichungen von der normalen Pflanzengestalt" zu bilden vermögen. Von Tieren sind an erster Stelle die Gallwespen und Gallmücken zu nennen, doch können auch andere Insekten, aber auch Würmer etc. Gallen veranlassen. Wir betrachten zuerst einige Pilzgallen (vgl. GUTTENBERG 1905). Der Einfluß der Pilze auf ihr Substrat kann sich in einer Abtötung der befallenen Stelle oder schließlich der ganzen Pflanze äußern. Daß hier Giftausscheidung und Giftwirkung vorliegt, ist offenbar, und es sind auch in Einzelfällen die wirksamen Stoffe genauer bekannt; so ist z. B. die Oxalsäure als Angriffswaffe mancher Pilze erkannt worden (DE BARY 1884, REINHARDT 1892). Ein solches radikales Vorgehen der Pilze ist aber unzweckmäßig, denn bei rascher Vermehrung gefährdet ja der Pilz durch Vernichtung seiner Nährpflanzen schließlich seine eigene Existenz. Viel zweckmäßiger verfahren andere Pilze, die ihre Nährpflanze nicht ernstlich schädigen, oder die sie gar zu lebhafterem Wachstum anregen. Manche Uredineen, ferner auch Erysiphe guttata, bewirken eine Förderung der Chlorophyllbildung im Wirt; die Synchytrien lassen die befallenen Epidermiszellen und deren Nachbarschaft sich stark vergrößern; wieder andere führen zur Anschwellung ganzer Internodien, ganzer Blätter, Früchte etc. Mit der Entstehung solcher Hypertrophien beginnt die eigentliche Gallbildung. Die anatomische Untersuchung zeigt in diesen Hypertrophien eine Vergrößerung der Parenchymzellen, oft auch eine Vermehrung derselben, sowie einen reichen Gehalt an Protoplasma und Stärke in ihnen. Das sind Veränderungen, die dem Pilze zugut kommen, denn es werden ihm offenbar mehr Nährstoffe zugeführt. Die üppige Entwicklung des Parenchyms wird begleitet von einer Rückbildung des Sklerenchyms und Kollenchyms. — Es ist anzunehmen, daß diese Hypertrophien durch vom Pilze ausgeschiedene Stoffe entstehen, die ähnlich wie gewisse Gifte eine stimulierende Wirkung auf die Wirtpflanze ausüben.

Noch eigenartiger als die einfachen Hypertrophien sind die Umgestaltungen, die von anderen Pilzen ausgehen. So wird der ganze Habitus der Euphorbien durch Uromyces pisi verändert, und

1) Da wir die Literatur über Gallen nur in geringem Umfang zitieren, so sei auf folgende zusammenfassende Darstellungen verwiesen: HOFMEISTER 1868, GOEBEL, Organogr., ECKSTEIN 1891, KÜSTER 1903.

Melampsorella cerastii bringt auf den Weißtannen die bekannten Hexenbesen hervor, verwandelt also dorsiventrale in radiäre Sprosse, mehrjährige in einjährige Blätter. Beide Uredineen reifen auf der umgestalteten Pflanze ihre Aecidiensporen. Diese keimen dann auf einem anderen Wirt und führen in ihm keinen nennenswerten Gestaltwechsel herbei. Ob das an einer Veränderung des Pilzes oder an anderen Eigenschaften der zweiten Wirtpflanze liegt, läßt sich zurzeit nicht entscheiden. Weitere Beispiele für solche Umgestaltungen liefern Peronospora violacea, die bei Knautia arvensis die Staubblätter in Blumenblätter verwandelt, also eine „gefüllte Blüte" erzeugt, und Ustilago antherarum, der in den weiblichen Blüten von Lychnis vespertina die sonst verkümmernden Staubblätter zum Wachstum anregt und so scheinbar zur Bildung von Zwitterblüten Veranlassung gibt; die Antheren sind freilich nur mit den Fortpflanzungsorganen des Pilzes erfüllt, Blütenstaub produzieren sie nicht.

Die weitgehendsten Veränderungen sind dann vom Pilze bewirkte Neubildungen; dahin gehören z. B. die runden Auswüchse der Alpenrosen, die an Cynipidengallen erinnern, aber von Exobasidium Vaccinii herrühren, und vor allen Dingen die von Taphrina laurenciana erzeugten Hexenbesen, d. h. adventive Sprosse mit abnormen Blättern, die auf Laubblättern von Pteris quadriaurita entstehen.



Fig. 104. Lonchaeagalle auf Cynodon dactylon. Etwa halbe natürl. Gr.

Ungleich mannigfaltiger und in ihren Extremen auch komplizierter als die Pilzgallen sind die Insektengallen. Wir haben zunächst solche zu erwähnen, die eine Umbildung der Organe der befallenen Pflanze zu anderen Organen herbeiführen, wie sie auch sonst im normalen Entwicklungsgang, aber an anderer Stelle, aufzutreten pflegen. Die Galle von Livia juncorum bewirkt an Juncusarten die Umbildung von Laubblättern zu Niederblättern; ähnlich wirkt Chermes bei der Fichte und die beistehend abgebildete Lonchaea lasiophthalma auf Cynodon dactylon (Fig. 104).

Vergrünungen, d. h. Umbildung von Blattorganen der Blüten zu Laubblättern, erzielte Peyritsch (1882) an Arabisarten durch Infektion mit Aphiden; durch Einwirkung von Phytoptus konnte derselbe Autor in den Blüten von Cruciferen und Valerianeen unter anderem Sproßbildungen auftreten lassen.

Andere Gallen entstehen durch lokale Hypertrophien an einem sonst unveränderten Organ. Dabei kann es sich wie bei der Blasengalle von Viburnum lantana nur um eine Vergrößerung bereits vorhandener Zellen handeln; meist aber tritt lebhafte Zellvermehrung unter überwiegendem Flächenwachstum oder Dickenwachstum ein. Durch lokales Flächenwachstum entstehen an Blättern die so häufigen Beutelgallen, während durch lokales Dickenwachstum die außerordentlich interessanten Cynipidengallen zustande kommen, die unbedingt eine etwas eingehendere Behandlung verlangen. Interessant sind diese einmal, weil sie in Form und Größe spezifische Charaktere besitzen, die sich immer wieder bei ihrer Bildung einstellen, dann weil sie in ihrem inneren Bau Eigentümlichkeiten auf-

weisen, die unverkennbar von größter Zweckmäßigkeit sind — freilich nicht für die Pflanze, sondern für das Gallentier. Wir wollen Bau und Entwicklung der Cynipidengalle zunächst an einem besonders charakteristischen Beispiel kennen lernen und wählen dazu die allbekannte auf den Blättern unserer Eichen so häufig auftretende „Folii"galle, deren genaue Kenntnis wir den bewunderungswürdigen Untersuchungen BEIJERINCKS (1882) verdanken.

Die Gallen von Dryophanta folii sind grüne, stellenweise rot angelaufene Kugeln von 1—3 cm Durchmesser, die auf der Unterseite des Eichenblattes an Nerven befestigt sind. Unter ihrer chlorophyllführenden, aber spaltöffnungsfreien Epidermis finden sich isodiametrische oder kuglige, ebenfalls chlorophyllführende Zellen. Diese führen nach innen in ein außerordentlich lockeres, von großen Interzellularen durchzogenes Schwammgewebe über, das auch durch seinen reichen Gerbstoffgehalt charakterisiert ist. Im Zentrum findet man im Herbst in einer geräumigen Höhle das Insekt, vom Schwammgewebe noch durch eine Hohlkugel von verdickten Parenchymzellen geschieden. Es nagt sich nun einen Kanal bis zur Epidermis und durchbricht diese dann im November, bei Eintritt niederer Temperatur. Die ausgeschlüpften Wespen sind samt und sonders weiblich und legen ohne Befruchtung ihre Eier ab, was ja bei Insekten auch sonst häufig vorkommt. Zur Eiablage begibt sich das Tier an schlafende Augen, die an der Basis alter Stämme zu finden sind; es durchbohrt einige Knospenschuppen (Fig. 105 *I*) und weiß dann sein Ei genau auf die Spitze des Vegetationspunktes abzulegen und mit zufließendem Schleim daselbst zu befestigen. Schon aus dem Ort der Eiablage wird man schließen können, daß aus diesem Ei etwas anderes als eine Foliigalle hervorgeht. In der Tat wird das Ei im Frühjahr vom Vegetationspunkt umwallt und es kommt so (Fig. 105 *III*) in ein bildungsfähiges Gewebe von ziemlicher Ausdehnung zu liegen, das aus dem Vegetationspunkt und seinen jüngsten Ausgliederungen entstanden ist. Aus der Knospe geht dann die Galle hervor, die im ausgewachsenen Zustande 2 mm dick und 4—5 mm lang ist; ihr Aussehen wird durch Fig. 105 *IV* dargestellt. Man bemerkt den länglichen Körper an der Spitze, die eigentliche Galle, und an ihrer Basis die unveränderten Knospenschuppen. Einen Längsschnitt durch einen jugendlicheren Zustand gibt Fig. 105 *V*. Im Zentrum befindet sich

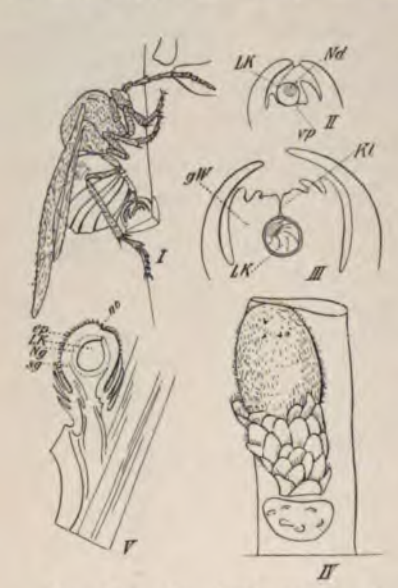


Fig. 105. Die Galle von Spathegaster Taschenbergi. Nach BEIJERINCK (1882). *I* Foliiwespe, ein Ei in eine Knospe legend. *II* Vegetationspunkt (*vp*) dieser Knospe mit dem Larvenkörper *Lk*, *Nd* Dotter. *III* Derselbe nach Umwallung des Eies, *gW* die Wucherung, *Lk* Larve, *Kl* Kammerloch. *IV* Junge Galle in Gesamtansicht. *V* Junge Galle im Längsschnitt, *LK* Larvenkammer, *Ng* Nahrungsgewebe, *sg* Stärkegewebe, *ep* Epidermis.

der Raum, in dem sich die Larve aufhält. An diesen schließt sich eine Lage von Zellen an, die durch große Kerne und durch dichtes eiweiß- und fettreiches Plasma ausgezeichnet sind; man nennt sie die Nährschicht, denn die Larve lebt von ihr. Der ganze Raum zwischen der Nährschicht und den in Papillen auswachsenden Epidermiszellen ist von mäßig verdickten, amylumhaltigen Zellen gebildet, die auch in der reifen Galle erhalten bleiben. Von unten her dringen schließlich noch Gefäßbündel in die Gallenrinde und verzweigen sich in ihr.

Anfang Juni schlüpfen aus diesen Gallen die Wespen aus. Dieses Mal männliche und weibliche Tiere; die letzteren sind der Foliiwespe ähnlich, doch zeichnen sie sich durch bedeutend geringere Dimensionen aus. Diese Tiere wurden, vor der Erkenntnis ihres Zusammenhanges mit Dryophanta folii, als Spathegaster Taschenbergi bezeichnet, und deshalb heißt auch heute noch die Galle „Taschenbergi“galle. Das Taschenbergiweibchen begibt sich nach der Befruchtung auf die Unterseite noch nicht ganz ausgewachsener Eichenblätter, sticht mit dem Legerohr tief in einen größeren Nerven und legt daselbst ein Ei ab. Aus dem Siebteil eines benachbarten Gefäßbündels entsteht dann eine Gallwucherung (Fig. 106 *I*), die bald die Rinde des

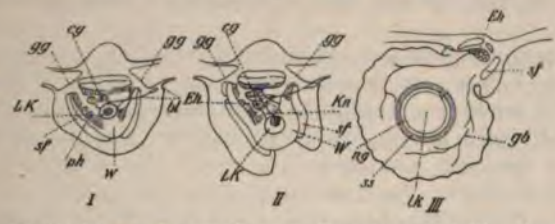


Fig. 106. Entwicklung der Galle von Dryophanta folii. Querschnitte durch die Blattrippe der Eiche. Nach BEIJERINCK (1882). *I* Bildung der Gallwucherung (*W*) aus dem Phloem. *II* Sprengung der Rinde. *III* Junge, fast fertige Galle. *gg* Grenze des Assimilationsgewebes im Blatt, *sf* Sklerenchym, *ph* Phloem, *cg* Gefäßbündel aus der Mitte der Rippe, *W* Gallwucherung, *Kn* Kanal, *Lk* Larvenkörper, *Eh* Eihöhlung, *lk* Larvenkammer, *ng* Nahrungsschicht, *ss* Steinzellschicht.

Nerven sprengt, und in deren zentralen Hohlraum sich die junge Larve begibt, nachdem sie die Eihaut verlassen hat (*II*). Die endogen wie eine Wurzel entstandene Gallwucherung wächst nun zu einer bald äußerlich sichtbaren Kugel heran, die nur noch mit einem Stielchen im Innern des Blattnerven wurzelt. Sie zeigt eine auffällige Differenzierung ihrer Gewebe (*III*); man kann drei Kugelschalen unterscheiden. Zu innerst findet sich die an die Larvenkammer grenzende Nährschicht; an sie schließt sich ein sklerenchymatischer Beleg an, und endlich folgt zu äußerst ein mächtiges, von Gefäßbündeln durchzogenes Rindengewebe. In diesem Stadium ist aber die Galle noch bei weitem nicht ausgewachsen. In der Folge nimmt neben der Rinde auch die Sklerenchymschicht noch beträchtlich zu, wobei vereinzelte, dünnwandige Zellen, sowie die dünnwandigsten Stellen der Sklerenchymzellen stark wachsen; gleichzeitig füllen sich diese Elemente mit Reservestoffen. BEIJERINCK bezeichnet diese Schicht als sekundäres Nährgewebe; es fällt, ebenso wie das primäre, der Larve zum Opfer. Unmittelbar an der Stelle, wo das Tier frißt, findet man immer die größten Zellen. Es geht also offenbar ein Reiz vom Insekt aus, der ein Zellenwachstum bewirkt.

Dieser Reiz kann ein chemischer, er kann aber auch ein mechanischer sein, und er fordert dazu auf, zu fragen, wodurch überhaupt die Gallenbildung im ganzen veranlaßt wird. Zunächst steht fest, daß die Verwundung durch den Stich des Gallinsektes dabei nicht in Betracht kommt. Daß aber auch mechanische Reize, die etwa mit den Bewegungen der Larve zusammenhängen, nicht für die Gallbildung verantwortlich gemacht werden können, ergibt sich aus der Tatsache, daß die Gallbildung schon einsetzt, wenn die Larve noch in der Eihaut eingeschlossen ist. Es müssen also offenbar ganz bestimmte, aus der Larve diffundierende Stoffe sein, die alle Zellen, die sie treffen, zur Betätigung an der Gallbildung zwingen. In einzelnen Fällen, z. B. bei Nematusgallen auf Weiden, soll (nach BEIJERINCK 1888) bei der Eiablage vom Muttertiere ein gallbildender Stoff abgegeben werden, so daß also auch ohne Entwicklung einer Larve eine freilich kleine Galle entsteht; allein W. MAGNUS (1903) konnte diese Angabe nicht bestätigen. In der Mehrzahl der Fälle ist aber ohnedies die Gallenbildung durchaus an die Entwicklung der Larve gekettet. Wie aber die Differenzierung der Gewebe in der Galle zustande kommt, ob z. B. die Bildung der Nährschicht von anderen Stoffen als die des Sklerenchyms abhängt, das ist nicht bekannt.

Im allgemeinen gehen so komplizierte Gallen, wie wir sie zuletzt kennen gelernt haben, aus embryonalen Geweben hervor; diese sind jedenfalls leichter umzubilden als ausgewachsene. Wir müssen es dahingestellt sein lassen, ob BEIJERINCKS Angabe zutrifft, ob bei der Foliigalle wirklich aus dem Siebteil die Wucherung entsteht, oder ob nicht vielmehr das Cambium dieselbe liefert. Von Wichtigkeit ist noch, hervorzuheben, daß die Gallbildung häufig von ganz unverletzten Zellen ausgeht, so daß also die wirksamen Stoffe offenbar diffusibel sein müssen. Für eine Diffusion derselben spricht auch der im allgemeinen zur Larve zentrische Bau der Galle und das Aufhören der Reizwirkung in einer gewissen Entfernung vom Zentrum. — Schon HOFMEISTER (1868) hat vom Insekt ausgeschiedene Flüssigkeiten als Ursache der Gallen betrachtet.

Das Gallinsekt liefert also bestimmte chemisch reizende Stoffe und die Pflanze baut auf den Reiz hin die Galle. Derselbe reizende Stoff bewirkt bei verschiedenen Pflanzen verschiedene Gallen; so fällt z. B. die Galle von Cecidomya artemisiae auf Artemisia campestris anders aus als auf A. scoparia. Daraus folgt, daß nicht nur das Insekt, sondern ebenso sehr auch die Pflanze eine wesentliche Rolle bei der Gallbildung spielt. Um so auffallender ist demnach, daß die Pflanze keinerlei Nutzen von der Gallbildung hat.

In die Augen springend dagegen ist die Zweckmäßigkeit des Baues der Galle für das Tier. Eine ähnliche Differenzierung der Gewebe wie bei Dryophanta findet sich auch bei anderen Gallen; Gewebe, die speziell der Ernährung, dem mechanischen oder chemischen Schutz des Insekts dienen, sind nicht selten. Dabei werden häufig Zellformen hervorgebracht, die an der normalen Pflanze und überhaupt in ihrem ganzen näheren Verwandtschaftskreise fehlen. Auch finden sich noch andere Einrichtungen, die fast noch deutlicher ihre Bedeutung für den Parasiten zeigen, so z. B. die Ausbildung von Deckeln an der (bei KERNER 1891, II, 526, Fig. 5 abgebildeten) Galle von Cecidoses eremita. Ohne jede Gegenleistung verstehen es die Gallen-

bewohner, ihre Wirte für sich auszunützen. Die Pflanze macht gar keinen Versuch, sich vom Parasiten zu befreien, sie liefert ihm willig alle Stoffe, die er zu seiner Ernährung bedarf, ja sie baut ihm noch ein besonderes Haus, kurz sie behandelt ihn wie ein eigenes Organ. Daraus wird man wohl den Schluß ziehen müssen, daß die Pflanze die vom Gallenbewohner erzeugten Stoffe nicht von ihren eigenen unterscheiden kann, und daß auch im normalen Entwicklungsgang stoffliche Beeinflussungen einzelner Teile durch andere eine große Rolle spielen dürften.

Andere, aber gleichfalls interessante Verhältnisse treffen wir an, wenn wir schließlich, als ein Beispiel von Symbiose, noch die Flechten betrachten. Daß hier wahrscheinlich jeder der beiden zu einer Genossenschaft vereinten Organismen aus der Vereinigung Vorteil zieht, ist früher erwähnt worden (S. 284). Streng zu beweisen ist diese Auffassung freilich nicht. Förderungen haben wir ja auch durch echte Parasiten kennen gelernt, und vielleicht sind die Algen gar nicht immer „gefördert" in den Flechten; wenigstens könnte man auf eine gewisse Schädigung daraus schließen, daß sie im Konsortium nicht zu fruktifizieren pflegen. — In Bezug auf die Gestalt der Genossenschaft treffen wir nun aber wesentliche Differenzen an. Bei manchen Flechten, z. B. bei Ephebe, dominiert im Konsortium die Alge, und die „Flechte" hat im wesentlichen das gleiche Aussehen wie die Alge ohne Pilz. Ein Gegenstück dazu bildet die „Hymenolichene" Cora, bei der die Form durchaus vom Pilz, einer Telephoree, bestimmt wird. In der Mehrzahl der Fälle ist aber durch die Symbiose eine ganz neue Form entstanden, die durchaus den Eindruck eines einheitlichen Organismus macht. Hier wird also offenbar jeder der Symbionten vom anderen beeinflußt, und unter Umständen kann bald mehr der eine bald der andere dominieren. Dies ist nach den Mitteilungen Möllers (1893) bei Dictyonema der Fall, einer Flechte, die aus derselben Telephoree hervorgeht, wie die eben genannte Cora. Cora entsteht, wenn sich der Pilz mit Chroococcaceen, Dictyonema dagegen, wenn er sich mit Scytonema vereinigt. „Die Scytonemafäden sind aber viel kräftigere und bezüglich der Wachstumsrichtung eigenwilligere Gebilde als die einzelligen Chroococcaceen. Sie führen mit dem Pilz einen Kampf um den formbestimmenden Einfluß auf das Gesamtwesen; bei Ausbildung der Flechte in der Luft ist der Pilz unbestrittener Herrscher (echte Dictyonemaform), geht aber die Flechte auf feste Unterlage über, so gewinnen die Algen die Oberhand, sie bestimmen die Formausbildung allein („Laudatea"form), und der Pilz wird ihr folgsamer Begleiter" (Möller 1893). Betrachten wir also den Pilz, so kann dieser einmal als algenfreie Telephoree wachsen, er kann aber auch, wenn er auf geeignete Algen trifft, im Laufe seiner Entwicklung die Cora-, Dictyonema- und die Laudateaform annehmen.

Vorlesung 26.

Innere Ursachen des Wachstums und der Gestaltung.

Wenn schon, wie wir am Schlusse der letzten Vorlesung gesehen haben, eine Alge, die mit einem Pilze in Symbiose lebt, von maßgebender Bedeutung für die Wachstumsweise des anderen Symbionten werden kann, obwohl doch zwischen beiden kaum andere Beziehungen bestehen können als Austausch gelöster Stoffe, wenn ferner ein Insekt, das vermutlich auch nur durch seine chemischen Ausscheidungen wirken dürfte, eine Gallenbildung veranlaßt, wenn solche fremde Organismen fundamentale Gestaltsänderungen an der Pflanze hervorzubringen vermögen, dann wird man es begreiflich finden, daß die einzelnen Organe der Pflanze, die durch Protoplasmafäden zu einem Ganzen vereinigt sind, einander außerordentlich stark beeinflussen. Solche Beziehungen pflanzlicher Organe, die man als „Korrelationen des Wachstums" (GOEBEL 1880) bezeichnet, sind uns schon mehrfach begegnet, wir müssen sie aber an dieser Stelle eingehender betrachten. Die Zellen eines Spirogyrafadens, die alle die gleiche Gestalt und die gleiche Funktion haben, beeinflussen sich anscheinend in ihrem Wachstum gegenseitig nicht, und es ist für das Gedeihen der Einzelzelle wohl ziemlich gleichgültig, ob sie mit den anderen verbunden ist oder nicht. — Wenn aber verschiedene Zellen, oder allgemeiner gesprochen, verschiedene Organe eines Pflanzenkörpers verschiedenen Bau und verschiedene Funktionen haben, dann beeinflussen sie sich notwendig gegenseitig in dem Sinne, daß das Auftreten einer bestimmten Funktion bei einzelnen Organen andere zur Ausbildung anderer Funktionen nötigt, obwohl diese im Prinzip sehr wohl befähigt wären, die gleiche Funktion auszuüben. In der normalen Ontogenese nimmt jedes auftretende Organ eine im voraus bestimmbare Gestalt an, und man könnte leicht glauben, es sei überhaupt nicht imstande, sich anders zu gestalten. Tatsächlich aber kann man viel richtiger sagen, aus *jedem* Organ, das am Vegetationspunkt entsteht, kann noch sehr *vielerlei* werden; daß es in die ganz bestimmten Bahnen hineingedrängt wird, liegt nur an dem Zusammenhang mit den anderen Teilen. Bestände eine solche Regulierung der Entwicklung der Teile nicht, entstände also aus jeder Zelle oder aus jedem Gewebehöcker all das, wozu diese Organe befähigt sind, so wäre die Pflanze eben kein Organismus, sondern eine wilde Masse von belebter Substanz. Die ganze „Harmonie der Entwicklung" ist überhaupt nur möglich, wenn Korrelationen existieren. Diese an Beispielen kennen zu lernen, wird nun unsere nächste Aufgabe sein; dabei wird sich Gelegenheit geben, eine ganze Reihe von Erscheinungen, die bisher noch nicht genügend beachtet worden sind, zu besprechen.

Zum Studium der Korrelationen wird es sich in erster Linie empfehlen, Teile von der Pflanze abzutrennen und festzustellen, welche Veränderungen an ihnen vorgehen. So kann man einzelne Zellen oder höhere Einheiten (Stengel, Blätter, Wurzeln — oder Teile von solchen) in isoliertem Zustande betrachten.

Zur Auflösung eines größeren Zellkomplexes in Einzelzellen
nn am besten die Plasmolyse dienen. Ihr Erfolg ist ein außer-
dentlich verschiedener. Während bei manchen Pflanzen die plas-
olysierte Zelle stets rasch zu Grunde geht, bleibt sie bei anderen,
enigstens unter günstigen Umständen, lange am Leben und zeigt
ancherlei Veränderungen. Sehr verbreitet ist die Ausscheidung
ner neuen Membran auf der Oberfläche des kontrahierten Proto-
lasten, viel seltener folgt vor oder nach der Membranbildung auch
Vachstum. Die Membranbildung findet sich am häufigsten bei
iedrigen Pflanzen, doch fehlt sie auch den Dikotylen nicht (MANN
906); wir können sie als eine Ersatzbildung für die abgetrennte
ellhaut auffassen, also für einen Regenerationsprozeß. Das
Vachstum nach Plasmolyse scheint ganz auf die Algen beschränkt
u sein (KLEBS 1888, MANN 1906). Werden Formen zum Versuch
enommen, bei denen alle Zellen embryonal sind, wie etwa bei
ygnema, so nimmt die neuentstandene Zellwand ein Wachstum auf,
nlich wie es die alte besessen hat; sie wächst
so — von mancherlei Unregelmäßigkeiten
gesehen — in ihrer ganzen Ausdehnung in
e Länge. Anders wenn wir Zellfäden ver-
enden, die (Cladophora, MIEHE 1905) mit
ikaler Scheitelzelle wachsen und somit einen
wissen Gegensatz zwischen embryonalen
d somatischen Zellen, sowie auch einen
egensatz von Basis und Spitze aufweisen.
ch Ausbildung der neuen Zellwand um die
llig isolierten Zellen zeigt sich hier zu-
chst einmal ein Spitzenwachstum an jeder
llbasis, das zur Ausbildung eines blassen,
wellten „Rhizoids“ führt; erst sehr viel
äter regt sich auch das apikale Ende, es
willt an, wird dunkelgrün und entwickelt einen regelrechten
rade wachsenden Ast. Jede Einzelzelle des Algenfadens hat also
Polarität der Gesamtpflanze beibehalten und ist zu einem selb-
ndigen Pflänzchen geworden (Fig. 107).



Fig. 107. Cladophora nach MIEHE (1905). *1* Normaler Faden. *2* Rhizoidbildung. *3* Fortgang der Regeneration.

Diese Erfahrungen an isolierten Zellen machen uns mit der Er-
heinung der Regeneration der Pflanze bekannt, die uns in
sentlich gleicher Weise auch bei gröberen Teilstücken entgegen-
ten wird, und sie zeigen uns, daß Zellen im Verbande mit anderen
wisse Fähigkeiten wie Membranbildung und Wachstum nicht be-
tigen; wir sagen, diese Fähigkeiten seien im normalen Zustand
rrelativ gehemmt.

Ehe wir uns nun zu den Regenerationserscheinungen an größeren
ilstücken wenden, sei kurz darauf hingewiesen, daß es außer der
asmolyse auch noch andere Mittel gibt, ein Gewebe in Einzelzellen
zerlegen. Bei manchen Meeresalgen erfolgt ein Zerfall des
allus in kleinere Aeste und selbst in Einzelzellen infolge un-
nstiger Kulturverhältnisse, und bei Griffithia Schousboei hat TOBLER
903) an so isolierten Einzelzellen ähnliche Regenerationserschei-
ngen beobachtet, wie wir sie für Cladophora geschildert haben. —
ei höheren Pflanzen sind von HABERLANDT (1902) durch Zerzupfen
ssimila ... iert und dann in verschiedenen Nährlösungen
l ... t aber nur ein geringfügiges Wachstum ein.

WINKLER (1902 *b*) hat in anderer Weise Zellen höherer Pflanzen isoliert und konnte durch Zufügung kleiner Dosen von Giften zur Kultur neben Wachstum auch einige Teilungen beobachten. Zu irgend welchen Regenerationserscheinungen kommt es aber bei so weit differenzierten Zellen nicht.

Die Isolierung größerer Teile aus dem Verband der Pflanzen geschieht durch Abschneiden, also durch Verwundung. Stets bemerkt man dann in erster Linie das Bestreben der Pflanze, diese Wunden zu heilen. Erst in zweiter Linie kommt auch noch die Fähigkeit der Pflanze, das verlorene Organ zu ersetzen, zur Beobachtung. Es handelt sich dabei um eine Reaktion der Pflanze auf äußere mechanische Einwirkungen, wie sie in der vorhergehenden Vorlesung besprochen worden sind; wegen der zur Beobachtung kommenden Korrelationen finden aber diese Vorgänge erst hier ihre Behandlung.

Zunächst einige Worte über Wundheilung, wobei wir uns ausschließlich an höhere Pflanzen halten! Die Heilung verläuft sehr verschieden, je nach dem Alter und der Beschaffenheit des betroffenen Gewebes (vgl. MASSART 1898). Die verwundeten Zellen, eventuell auch deren nächste Nachbarn, gehen zugrunde, eine darauf folgende Zellschicht aber reagiert, wenn sie noch Plasma führt, durch Organbildung auf die Verwundung. Manche Parenchymzellen pflegen, ohne zu wachsen, einfach einige dem Wundkontur parallel laufende Teilungen auszuführen und die Wände zu verkorken. So wird durch Wundkork das lebende Gewebe von dem toten abgegrenzt. Hier sehen wir eine Reaktion eintreten, die uns lehrt, daß ausgewachsene Zellen noch teilungsfähig sind; wir können aber nicht gerade behaupten, die Störung des Zusammenhanges mit den Nachbarzellen allein sei die Ursache der Reaktion, denn es könnten auch etwa aus den verwundeten Zellen stammende Stoffe oder andere mit der Verwundung eintretende Veränderungen einen Reiz ausüben.

Neben dieser einfachen Wundheilung durch Kork findet sich in anderen Fällen eine kompliziertere, aber durch zahlreiche Uebergänge mit ihr verknüpfte, die Bildung eines Callus. Die intakt gebliebenen Zellen in der Nähe des Wundrandes fangen an lebhaft zu wachsen und wölben sich gegen die Wunde vor; es entstehen Zellteilungen, und schließlich findet man ein dünnwandiges, meist großzelliges Gewebe von unregelmäßiger Gestalt, eben den sog. Callus. Zur Callusbildung scheinen die meisten mit Protoplasma und Kern ausgestatteten Zellen, auch die Epidermiszellen, befähigt zu sein, aber begreiflicherweise erfolgt sie in jugendlichen Zellen, vor allem im Cambium, meistens lebhafter als in ausgewachsenen Zellen. Kleinere Wunden, wie Stichwunden in Blättern, können nun durch Callus ganz ausgefüllt werden, an größeren entsteht nur eine Randwucherung und die äußersten Calluszellen verkorken; damit ist dann ein Ersatz der Epidermiszellen erzielt, der immer in erster Linie erstrebt wird. Auch andere Ersatzbildungen gehen vielfach aus dem Callus hervor. Sie laufen stets darauf hinaus, daß die fehlenden Glieder wieder gebildet werden. Nach der Art, wie das geschieht, können wir mehrere Formen der Regeneration unterscheiden:

1. Das verlorene Organ wird an der gleichen Stelle, an der es gestanden hatte, vom Wundrand aus wieder gebildet.

2. In der Nähe der Wunde oder in dem Callus, der sich aus der Wunde entwickelt, entsteht das neue Organ.

3. Die der Wunde nächststehende, bereits vorher vorhandene Organanlage entfaltet sich.

Für diese verschiedenen, durch Uebergänge aber verbundenen Formen der Ersatzbildung werden die Ausdrücke Regeneration, Reproduktion, Restitution, Reparation leider von verschiedenen Autoren in ganz verschiedenem Sinn gebraucht. Es ist vielleicht am besten, den Ausdruck Regeneration für alle drei Vorgänge zu verwenden und den ersten als Wiederbildung, den zweiten als Neubildung, den dritten als Neuentfaltung zu bezeichnen.

Beispiele für Wiederbildung sind im Pflanzenreich verhältnismäßig selten. Am verbreitetsten trifft man sie an der Wurzelspitze. Wird hier (vgl. SIMON 1904) etwa 0,5 mm oder weniger vom Vegetationspunkt durch einen Querschnitt abgetragen, so bildet sich die Spitze in wenigen Tagen aus den an die Wunde grenzenden Zellen wieder. Entsprechende Erfolge hat man am längsgespaltenen Vegetationspunkt einiger Farne (GOEBEL 1902, FIGDOR 1906) beobachtet; auch an längsgespaltenen Blättern von Gesneraceen findet sich ähnliches (FIGDOR 1907). Endlich findet auch am längsgespaltenen Sproßvegetationspunkt einiger höherer Pflanzen eine Wiederbildung fehlender Hälften statt (PETERS 1897, KNY 1905). — Die Befähigung zur Wiederbildung entfernter Organe ist also durchweg auf embryonale Gewebe beschränkt, sie ist aber keineswegs eine allgemeine Eigenschaft dieser; so fehlt sie z. B. den meisten Farnwurzeln und Sproßvegetationspunkten gänzlich.

Sehr viel verbreiteter ist die zweite Form der Regeneration, die Neubildung von Organen in der Nähe der Wunde. Sie ist mit der dritten, der Neuentfaltung, so durch Uebergänge verbunden, daß sich beide in praxi schlecht trennen lassen. Wenn man freilich unter „Anlagen" eines Organs nur bereits fertig differenzierte Zellmassen verstehen will, dann müßten sich die beiden Formen der Regeneration stets trennen lassen. Es gibt aber, neben den makroskopisch sichtbaren, auch nur mikroskopisch nachweisbare differenzierte Anlagen, und neben diesen existieren endlich noch unsichtbare Anlagen, d. h. Gruppen von Zellen, die äußerlich nichts von ihrer Befähigung, das betreffende Organ entstehen zulassen, verraten, die aber doch sehr viel rascher diese Betätigung ausüben als etwa benachbarte Stellen, die ihnen mikroskopisch und makroskopisch völlig gleichen. — Alle diese verschiedenen Formen von „Anlagen" können als Organreserven (GOEBEL 1902) bezeichnet werden. Es ist leicht begreiflich, daß bei ihrer Gegenwart sich die Pflanze die Mühe von Neubildungen erspart. So übernimmt, wenn ein größeres Ende der Wurzel abgetragen wird, die benachbarte Seitenwurzel die Funktion der Hauptwurzel, und am Stamme pflegt ja eine Fülle von Knospen ausgebildet zu sein, die nur darauf warten, bis sie sich betätigen können.

Namentlich beim Fehlen solcher Organreserven tritt gewöhnlich eine Organneubildung aus dem Callus ein. Sehr verbreitet ist dieselbe z. B. an den Stümpfen gefällter Bäume, wo ein cambiogener Callus massenhaft Knospen produziert. Solche Neubildung von Knospe[n] findet bei vielen Pflanzen auch an abgeschnittenen Wurzelstück[en] statt, und selbst Ausschnitte mitten aus der Kartoffelknolle sind [illegible]

Sproßbildung befähigt. Wenn auch in der Mehrzahl der Fälle die Entstehung dieser Sprosse eine e n d o g e n e ist, wie normal bei Wurzeln, so fehlt es doch nicht an Beispielen, in denen die Neubildung von E p i d e r m i s zellen ausgeht. Die Art, wie Begonien aus Blättern vermehrt werden, ist bekannt: werden die Blätter, mit Einschnitten durch den Hauptnerven versehen, auf feuchten Sand gelegt, dann bildet sich an jedem basalen Schnittende aus dem Nerven ein Callus, an dessen Aufbau auch die Epidermiszellen beteiligt sind. Durch Wachstum und Teilung e i n e r Epidermiszelle des Callus wird dann der neue Sproß hergestellt. Es verdient aber hervorgehoben zu werden, daß bei diesem Objekt auch in einiger Entfernung vom Callus aus unveränderten Epidermiszellen neue Sprosse sich erheben können, so daß also einer normalen Epidermiszelle dieser Pflanze zweifellos die Fähigkeit zukommt, eine Knospe zu erzeugen. Man sieht daraus, daß die Callusbildung keine n o t w e n d i g e V o r b e d i n g u n g für die Sproßbildung ist.

Aehnlich wie Sprosse können auch Wurzeln nach Verletzungen an Wurzeln, Stengeln oder Blättern entstehen und zwar sowohl aus schon vorhandenen Anlagen, wie auch aus vollkommenen Neubildungen. Dagegen geht der Pflanze im allgemeinen die Fähigkeit ab, abgeschnittene Blätter oder Blattteile zu ersetzen. Wird die Blattspreite abgeschnitten, so geht meist auch der Blattstiel zugrunde und wird abgeworfen, ebenso wie Stengel, denen die Spitze genommen wurde, sich häufig am nächst tiefern Knoten abgliedern. Auf ein Beispiel von Regeneration der Blattspreite hat aber HILDEBRAND (1898) aufmerksam gemacht, und WINKLER (1902) und GOEBEL (1902) haben es neuerdings genauer untersucht. Wird an der jugendlichen Pflanze — nur an dieser gelingt der Versuch! — von Cyclamen persicum die Blattspreite abgeschnitten, so entsteht in geringer Entfernung vom Wundrand an beiden Flanken des Blattstieles eine Wucherung, die zur Ausbildung eines Organs führt, das nach äußerer Form und innerem Bau als eine Blattlamina bezeichnet werden muß. Nach den Ausführungen GOEBELS handelt es sich hier aber nicht etwa um eine Wiederbildung, wie an der dekapitierten Wurzelspitze, sondern um die Entfaltung einer Anlage, die für gewöhnlich verkümmert.

Die angeführten Beispiele von Erfolgen der Verwundung haben uns mit einer Fülle von Korrelationen bekannt gemacht: die Pflanze besitzt die Fähigkeit, fehlende Teile wieder zu bilden, und da müssen Zellen, Gewebe, Glieder, deren Entwicklung in der normalen Ontogenese abgeschlossen ist, wenn ihr Zusammenhang mit den übrigen Teilen der Pflanze gestört wird, zu neuer Gestaltung schreiten. Regenerationen treten ebenso an den a b g e s c h n i t t e n e n Teilen wie an den r e s t i e r e n d e n Stumpfen auf. Wir werden nicht umhi können, anzunehmen, daß die Befähigung zu derartigen Lebensäuße rungen in jeder protoplasmahaltigen Zelle vorhanden ist und nur fü gewöhnlich durch die Beziehungen der Teile untereinander unterdrück wird.

Einen weiteren Einblick in die Ursachen pflanzlicher Gestaltun bekommen wir, wenn wir die O r t e näher betrachten, an denen d regenerierten Organe auftreten. Entfernt man die Spitze eines Sprosse so treibt die der Wunde benachbarte, also die höchststehende Knos aus; wird das Wurzelende entfernt, so bildet die i h m zunächst e standene Seitenwurzel den Ersatz. Es können aber, wie schon g

legentlich erwähnt, Wurzeln an Sprossen und Sprosse an Wurzeln, ferner Wurzeln und Sprosse an Blättern auftreten; auch dann ist ihre Stellung eine gesetzmäßige. Ein mit Knospen besetzter Weidenzweig bildet im feuchten Raum am oberen Ende nur Laubsprosse, am unteren nur Wurzeln aus, und die Größe der Sprosse nimmt zu, je näher sie dem oberen Ende, die der Seitenwurzeln, je näher sie der Basis stehen. Wie VOECHTING (1878) gezeigt hat, ist diese Verteilung der Organe und auch ihre relative Größe zwar abhängig von äußeren Einflüssen, wie Feuchtigkeit, Schwerkraft und Licht, aber sie ist nicht in erster Linie von diesen Faktoren bedingt; vielmehr besteht in dem Zweig eine Polarität aus innern Gründen, und diese läßt sich durch äußere Kräfte zwar modifizieren, aber nicht völlig überwinden. Auch bei Marchantia und ähnlichen Lebermoosen, die eine geradezu erstaunliche Regenerationsfähigkeit haben (VOECHTING 1885), entsteht die Neubildung stets an der Spitze des alten Teiles; selbst kleinste Ausschnitte des Thallus zeigen eine polare Differenzierung, und man kann kaum zweifeln, daß in jeder einzelnen Zelle ein Gegensatz zwischen Basis und Spitze existiert. Diesen polaren Bau der Einzelzelle haben uns schon MIEHES Versuche an Cladophora gezeigt (S. 395) und wir werden S. 405 weitere Beweise für ihn kennen lernen. Erinnern wir uns nun daran, daß bei niederen Organismen die Bestimmung darüber, was Basis und was Spitze des Pflanzenkörpers werden soll, vielfach durch äußere Momente getroffen wird und durch solche auch nachträglich noch geändert werden kann — bei Bryopsis z. B. durch das Licht — so müssen wir sagen, die höheren Pflanzen verhalten sich in dieser Beziehung anders. Schon am Embryo der Phanerogamen, an der Brutknospe von Marchantia besteht die Sonderung in Basis und Spitze. Die Polarität hängt hier lediglich von inneren Ursachen ab und es ist noch nirgends gelungen, sie umzukehren (VOECHTING 1906). Die Erscheinungen der Regeneration lehren uns aber, daß die schon nach den ersten Zellteilungen am Phanerogamenembryo auftretende Gliederung in Sproß und Wurzel nicht eine Trennung des Protoplasmas in zwei Teile bedeutet, von denen der eine nur Wurzel-, der andere nur Sproßnatur hat, sondern daß in jeder einzelnen Zelle die Fähigkeit, beiderlei Organe zu bilden, dauernd vorhanden bleiben muß. Es kann also nur die fortwährende gegenseitige Beeinflussung der Teile die einseitige Tätigkeit des Sprosses wie der Wurzel bedingen. Es bedarf ja kaum der Erwähnung, daß die Wurzel sich im Prinzip geradeso verhält wie der Sproß, daß sie an ihrer Basis Sprosse, an ihrer Spitze Wurzeln produziert; und auch im Blatt zeigt sich wenigstens sehr häufig die Polarität bei Regenerationsvorgängen, indem die Sprosse auf der morphologischen Oberseite, die Wurzeln vorzugsweise auf der Unterseite entstehen. Da dieser polare Gegensatz also nur durch Korrelation festgehalten wird, so kann es uns nicht wundern, wenn er in einzelnen Fällen auch wieder verwischt wird, wenn z. B. bei Neottia und Anthurium anscheinend ohne äußere Eingriffe, bei Ophioglossum aber nach Abtrennung der Wurzelenden, der Vegetationspunkt der Wurzel seine Haube abwirft und Blätter produziert. (Lit. bei GOEBEL, Organogr. S. 435.)

Die einfachsten Fälle korrelativer Beeinflussung sind quantitativer Natur: ein Organ bestimmt, in welchem Maße sich ein anderes entwickeln kann (Kompensation; GOEBEL 1884; 1893/95).

In den zuletzt angeführten Fällen aber handelt es sich um Qualitätsänderungen, und für diese sollen noch einige weitere Beispiele angeführt werden. Wir nennen in erster Linie noch GOEBELS Untersuchungen über die Knospenschuppen (1880). Durch Entfernen der Laubblätter zu geeigneter Jahreszeit kann man die Ausbildung von Knospenschuppen verhindern bezw. deren Anlagen in Laubblätter überführen. Ein volles Verständnis für diesen Vorgang werden wir erst in der nächsten Vorlesung gewinnen. Ihm an die Seite stellen können wir die Umwandlung von unterirdischen Sprossen in Laubsprosse, wie sie z. B. bei der Kartoffel und vielen Rhizomen durch Entfernung der Laubtriebe erzielt werden.

Als weiteres Beispiel für eine tiefgreifende qualitative Korrelation sei das Verhältnis zwischen dem Hauptsproß und den Seitensprossen der Fichte erwähnt. Der Hauptsproß ist radiär gebaut und wächst aufrecht, die Seitensprosse sind dorsiventral und wachsen schief aufwärts. Wird nun der Hauptsproß entfernt, so stellt sich einer (oder manchmal mehrere) der höchsten Seitensprosse möglichst senkrecht und wird radiär. Es liegt nahe anzunehmen, daß die Dorsiventralität so vieler Seitenzweige und seitlich stehender Blüten ebenfalls durch korrelative Einflüsse der Hauptachse bedingt wird, und es sei daran erinnert, daß die normal dorsiventral gebauten Blüten, z. B. der Orchideen und Scrophulariaceen, wenn sie einmal ausnahmsweise endständig auftreten, gewöhnlich radiär werden (Pelorien). Daß solche Pelorien auch an seitlichen Blüten auftreten können, widerspricht dem nicht, da ja die Seitenglieder nur dorsiventral sein können, nicht müssen.

Nachdem wir jetzt eine Reihe von Regenerationserscheinungen kennen gelernt haben, fragen wir nach den Bedingungen und den Ursachen der Regeneration. — Gewisse äußere Bedingungen, Temperatur, Feuchtigkeit etc. sind allgemein die Voraussetzung einer Regeneration. Wenn aber diese Bedingungen erfüllt sind, sehen wir bei manchen Pflanzen jedes beliebige Organ zur Regeneration schreiten, während bei anderen nur junge Zellen dazu befähigt sind, oder das Regenerationsvermögen überhaupt fehlt. Das sind spezifische und unerklärliche Differenzen. Von ihnen abgesehen, finden wir aber, daß allgemein die niedrigen Pflanzen, die eine geringe Gewebedifferenzierung aufweisen, leichter regenerieren, als die höheren Pflanzen, und bei den letzteren pflegt die Regenerationsfähigkeit in dem Maße abzunehmen, als die Gewebedifferenzierung fortschreitet. Auch bei so eminent regenerierfähigen Pflanzen, wie den Lebermoosen, sind die am einseitigsten ausgebildeten Zellen, wie die Wurzelhaare oder die Schleimzellen, nicht mehr imstande, die ganze Pflanze aufzubauen, was z. B. die Assimilationszellen können. Es ist deshalb wahrscheinlich, wenn auch nicht exakt zu erweisen, daß sämtliche Zellen des Organismus bei ihrer Anlage die Fähigkeit haben, den ganzen Organismus aufzubauen — daß sie aber diese Fähigkeit immer mehr verlieren, je mehr sie speziellen Funktionen zu dienen haben (vgl. GOEBEL 1905).

Die Ursachen der Regeneration, die in neuster Zeit mehrfach zusammenfassend erörtert worden sind (GOEBEL 1902, 1905; KLEBS 1903; MC. CALLUM 1905; VOECHTING 1906) sind bis jetzt mehr in negativer Hinsicht bekannt. So können wir vor allen Dingen sagen, daß nicht etwa Verwundung als solche Regeneration

löst. Vielfach kann ein Objekt sehr schwer verwundet werden, nentlich durch Längsschnitte, ohne daß Regeneration eintritt, während gekehrt die Regeneration erfolgt, wenn verhältnismäßig kleine Verndungen eingetreten sind, oder sogar ohne solche. Sprosse auf Blättern von Begonia oder Utricularia treten z. B. nicht nur, wenn diese Blätter abgeschnitten werden, sondern auch nach tfernung oder Inaktivierung der Vegetationspunkte. Eine „Inivierung" läßt sich z. B. herbeiführen durch mechanische Wachsnshemmung (Eingipsen), durch chemische Wachstumshemmung asserstoffatmosphäre) und eventuell schon durch Verdunklung. Auf le dieser Einwirkungen hin hat man Regeneration beobachtet. In nchen Fällen genügt es schon, das wachsende Organ durch einen aufs Holz gehenden Ringelschnitt von der übrigen Pflanze abzunnen, um eine Ersatzbildung zu bewirken, während z. B. bei der Fichte rrera 1905) ein solcher nicht genügt, um einen Seitenzweig orthotrop machen; dagegen hat eine starke Knickung des Endtriebes hier den nannten Erfolg.

Frägt man dann weiter, worin nun eigentlich die Einflüsse des chsenden bezw. funktionierenden Organs bestehen, weshalb seine tigkeit andere Organe an der Entwicklung hindert, so zeigt sich, ß alle naheliegenden Erklärungsmöglichkeiten nicht zutreffen; vor em also handelt es sich im allgemeinen nicht um Störungen in r Ernährung oder in der Wasserzufuhr. Die Achselknospen der tyledonen von Phaseolus z. B. treiben stets aus, wenn das Epityl am Wachsen gehemmt wird. Man kann aber diesen Einfluß s Gipfels nicht durch Wasserentziehung oder Nährstoffentziehung etzen. Wurzelbildung tritt bei Phaseolussprossen stets oberhalb n einem Quereinschnitt auf; sie tritt aber nicht etwa deshalb ein, il die betreffenden Zellen jetzt reichlicher Wasser erhalten als her, denn sie erfolgt selbst wenn der Stamm welk ist, und sie t sich durch Längsschnitte nicht erzielen, selbst wenn diese in sser eintauchen. Klebs (1903) glaubte gerade in der Wasserfuhr die Ursache für die Wurzelbildung gefunden zu haben; die dien von Mc Callum und Voechting haben aber gezeigt, daß ne Auffassung sich nicht halten läßt.

So müssen es also Wechselbeziehungen unbekannter Art sein, zwischen den Teilen der Pflanze bestehen und deren Aufhebung Regeneration bedingen. Gerade solche Beziehungen sind es aber, man „Korrelationen" nennt.

Wir haben jetzt an den Erscheinungen der Regeneration, die h Verwundung eintreten, zahlreiche Korrelationen kennen gelernt. Regenerationen sind aber nicht die erste und nicht die einzige ge der Verwundung. Schneidet man ein Blatt ab, so müssen in nem Blattstiel und dem darunter befindlichen Stengelteil erhebliche rungen eintreten, da diese Organe jetzt keine Funktion mehr en. In der Tat zeigt sich als Folge vielfach eine Reaktion, die Abwerfen des spreitenlosen Stieles, des blattlosen Stengels beht, wenn nicht rasch eine Regeneration eintreten kann. Die Pflanze ledigt sich nutzloser Organe. Wie Winkler (1905, S. 32) geden hat, genügt es aber unter Umständen, eine einzelne Funktion Blattes, die Transpiration, durch einen am oberen Ende des ttstieles angebrachten, verdunstenden Gipsblock zu ersetzen, um sonst rasch abfallenden Blattstiel wochenlang am Leben zu erhalten.

Werden die Blätter in dem Maße als sie sich von der Endknospe abheben, entfernt, so treten vielfach Veränderungen anatomischer Art am Stengel auf, die ihm gestatten, die sonst vom Blatt besorgte Assimilation zu übernehmen. Der Stengel entwickelt mehr Chlorophyll und mehr Spaltöffnungen, und seine Rindenzellen strecken sich nach Art von Palisaden (BOIRIVANT 1897, BRAUN 1899). Dieselbe Struktur, nur noch ausgesprochener, findet sich an Pflanzen mit kleinen oder hinfälligen Blättern (Genista, Sarothamnus) dauernd. — Auch die Gefäßbündel erfahren bei solchen Pflanzen, denen man die Blätter nimmt, eine Veränderung, sie werden reduziert und wachsen nicht in die Dicke. Es besteht also eine Beziehung zwischen dem Blatt und der im Stengel verlaufenden Blattspur, die in sehr anschaulicher Weise am Epikotyl von Phaseolus multiflorus studiert werden kann. Entfernt man eines der beiden Primärblätter in früher Jugend und sorgt gleichzeitig für die Entfernung der ganzen Stammspitze (deren Weiterentwicklung den Versuch komplizierter gestalten würde), so sieht man im Epikotyl auf der einen Seite des Querschnittes die Gefäßteile ganz außerordentlich reduziert, während sie auf der unter dem ausgebildeten Blatt liegenden Hälfte normal ausgestaltet werden und auch noch sekundär in die Dicke wachsen (JOST 1891, 1893). —

Der Erfolg dieses Versuches ist ohne Zweifel nicht durch die Verwundung allein[1]) bedingt, sondern durch Aufhebung der Funktionen, speziell wohl des Wachstums des Blattes. Das geht mit Evidenz daraus hervor, daß man die gleiche Stammstruktur auch dann erzielen kann, wenn man das Blatt nicht wegschneidet, sondern nur durch Eingipsen am weiteren Wachstum hindert.

War in den genannten Fällen die Entfernung eines Pflanzenteiles die Ursache der Funktionsaufhebung und damit der mangelhaften Entwicklung oder des Todes eines anderen Organs, so kann umgekehrt ein Organ zu neuen Leistungen veranlaßt werden, wenn man ihm neue Funktionen überträgt. So konnte VOECHTING (1887) durch einen besonderen Kunstgriff erzielen, daß die Knollen der Kartoffel, die sonst bei ihrer Keimung ausgesaugt werden und zugrunde gehen, ein Jahr länger am Leben blieben; noch sicherer konnte er (1899) dies bei Oxalis crassicaulis erreichen, einer Pflanze, die in allen wesentlichen Zügen in ihrem Aufbau mit der Kartoffel übereinstimmt. Normalerweise bildet die Knolle bei ihrer unterirdisch erfolgenden Keimung mehrere Laubsprosse aus, die sich an der Basis bewurzeln und nach Erschöpfung der Mutterknolle selbständig werden. Legt man aber die Knolle im Frühjahr nur mit ihrem unteren Ende in den Boden, so bildet sie daselbst Wurzeln aus, während die am oberen Ende entstehenden Laubsprosse wurzellos bleiben. So wird also die Knolle zwischen Sproß und Wurzelsystem eingeschaltet, und sie hat nun nicht nur die bisherige Funktion als Reservestoffbehälter

1) Gewisse Erscheinungen in meinen Versuchen vom Jahre 1891—93 sind, wie MONTEMARTINI (1904) hervorhob, zweifellos Folgen der Verwundung, die sich in basaler Richtung weiter erstrecken als apikalwärts. Das trifft vor allem für die mangelhafte Ausbildung der bereits angelegten Primärelemente zu, während die Hemmung der Dickenzuwachses auch durch Eingipsen des Blattes erzielt werden kann. Ich zweifle freilich nicht daran, daß bei genügend frühzeitiger Entwicklungshemmung eines Blattes auch die Ausbildung der Blattspuren unterdrückt werden könnte.

zuüben, sondern sie dient auch noch der Stoffleitung. Sie
bt unter diesen Umständen den ganzen Sommer über am Leben
wächst beträchtlich in die Dicke, und sie erzeugt Zellelemente,
ihr sonst fremd sind, die aber dem normalen Stamm zukommen:
ße Gefäße, Sklerenchym und Holzparenchym. Aehnlich wie hier
Kartoffelknolle kann man auch einen Blattstiel in das System
Pflanze einführen, wenn man Begoniablätter mit der Stielbasis
feuchten Sand steckt. Sie treiben dann auf der Blattlamina ad-
tive Sprosse, am unteren Ende des Stieles Wurzeln; dement-
echend bleibt der Blattstiel lange am Leben und einige seiner
fäßbündel erfahren beträchtliches Dickenwachstum (Kny 1904).
en ähnlichen Erfolg hat früher schon de Vries (1891) an einem
ttstiel von Pelargonium beobachtet, der durch eine anomale Laub-
spe zu andauerndem Dickenwachstum angeregt wurde.

Voechting (1899) verdanken wir ferner eine große Reihe von
rsuchen, in denen Knollenpflanzen an der Ausbildung ihrer Re-
vestoffbehälter verhindert wurden. Es ist interessant, zu sehen,
diese Pflanzen ihre Reservestoffe dann in anderen Organen ab-
ern, und daß diese Organe dadurch eine total veränderte Struk-
und Funktion erhalten. Im normalen Leben kommen alle der-
ige Befähigungen durch Korrelationswirkung nicht zur Geltung.
r führen zwei Beispiele hierfür an. Werden reservestoffbeladene
släufer von Oxalis crassicaulis abgeschnitten und im feuchten
um aufbewahrt, so bilden sie an ihrer Spitze eine normale Knolle.
tfernt man aber alle Vegetationspunkte, so bildet sich trotzdem
e Knolle, entweder durch Vergrößerung der Zellen von 1—2 Inter-
lien, oder gar durch Anschwellung von Niederblättern. Beide
bilde sind freilich für die Pflanze bedeutungslos, weil sie weder
ospen besitzen noch erzeugen können. Fast noch plastischer ist
ssingaultia baselloides, die normal unterirdische Stengelknollen
eugt. Solche Knollen konnten aus jeder beliebigen Laubknospe
ielt werden, wenn ein Stengel als Steckling behandelt und eine
ttachselknospe dem Licht entzogen wurde. Stellt man aber einen
ckling in der Weise her, daß seine in der Erde befindliche Basis
spenfrei ist, so bildet sich aus dem basalen Ende der Achse und
dem Callus eine mächtige Knolle aus, die jahrelang am Leben
ibt, ohne einen Vegetationspunkt erzeugen zu können. Auf die
h hier zu beobachtenden, weitreichenden histologischen Verände-
gen des Stengels wollen wir nicht eingehen. Erwähnt sei aber
h, daß sogar Wurzeln knollig anschwellen, wenn die Pflanze keine
se besitzt, in der sie ihre Reservestoffe deponieren kann; dies
der Fall, wenn man Blätter als Stecklinge verwendet. So ver-
erlich sind freilich nicht alle Pflanzen, doch machen uns Voech-
gs Untersuchungen noch mit manchen interessanten Vorkomm-
en bekannt, die wir nicht mehr besprechen können.

Wenn bei Oxalis crassicaulis Niederblätter nachträglich an-
wellen und so zu Speicherblättern werden, so haben wir da eine
ndifferenzierung" eines anscheinend fertig ausgebildeten Organs
uns, wie sie jedenfalls nicht häufig vorkommt (vgl. auch Winkler
2a). Indessen zeigen uns gerade die Zwiebeln anderer Oxalis-
n, daß wenigstens sehr spät noch ein Funktionswechsel und
it eine Strukturveränderung eintreten kann. Während im all-
einen die Ausbildung zur Speicherschuppe direkt aus der noch

undifferenzierten Blattanlage erfolgt, schwellen bei manchen Oxalisarten (HILDEBRAND 1888) die Basen normaler Laubblätter zu Zwiebelschuppen an und persistieren, während Stiel nnd Lamina zugrunde gehen. Aehnliche Vorkommnisse führt GOEBEL (Organographie S. 6 und 586) für einige Fumariaceen an. Wie weit diese Blattbasen ausgebildet sind, wenn sie der Reiz zur Anschwellung trifft, bleibt noch zu untersuchen.

So wie bei den Regenerationserscheinungen, so haben wir bei den jetzt besprochenen Funktionshemmungen und Funktionsübertragungen eine Fülle von Korrelationen kennen gelernt. Weitere Beispiele wird uns das Studium der Transplantation geben, zu dem wir uns nun wenden. Die Transplantation, die künstliche Verwachsung eines Pflanzenteils mit einem anderen, die in der Gärtnerei schon lange verwendet wird, ist in der Wissenschaft namentlich durch VOECHTINGS Versuche zu Bedeutung gekommen.

Die einfachsten Verwachsungserscheinungen sind von VOECHTING (1892) studiert worden. Er entnahm einer Rübe durch geeignete

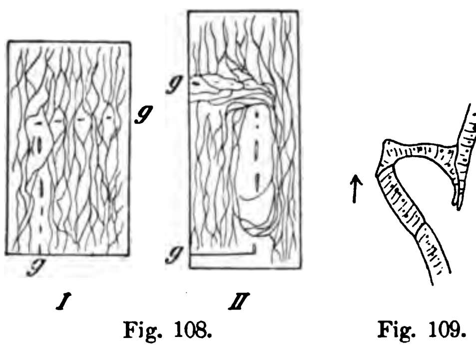


Fig. 108. Fig. 109.

Fig. 108. Verwachsung transplantierter Rübenstücke. *I* Tangentialschnitt durch das linke obere Ende eines normal eingefügten Gewebestückes. Die Grenzen desselben durch Unterbrechungen *gg* angedeutet. Längslinien = Gefäße. Etwa nat. Gr. *II* Ebensolcher Schnitt durch ein longitudinal verkehrt eingesetztes Stück. Gefäßbündelverwachsungen fast nur auf der Längsseite. Etwa nat. Gr. Nach VOECHTING 1892.

Fig. 109. Zwei Gefäßreihen von Cydonia japonica, die ihre Wurzelpole einander zukehren. Eine gekrümmte Gefäßzelle stellt die Verbindung zwischen ihnen her. Vergr. 120. Nach VOECHTING 1892.

Einschnitte ein kubisches Stück und setzte es in der ursprünglichen Lage wieder in die Wundstelle ein. Bei passenden Verbänden erfolgt rasche Einheilung, indem die Zellen, die durch den Schnitt nicht verletzt wurden, alsbald anfangen sich vorzuwölben, zu sprossen und da, wo sie aufeinander treffen, miteinander zu verwachsen. Auch neue Gefäßbündelverbindungen zwischen dem eingesetzten Stück und dem Gewebe der Rübe werden hergestellt, und nach kurzer Zeit kann man nur an einzelnen Stellen (*gg* in Fig. 108 *I*), wo die Verwachsung unterblieb, überhaupt noch feststellen, daß hier früher eine Trennung bestand. In ähnlicher Weise kann man an einem Zweig ein Rindenfenster ausschneiden und wieder einheilen lassen. Die Verwachsung tritt ein, wenn genügend protoplasmahaltige, wachstumsfähige Zellen vorhanden sind; fehlen diese, wie im älteren Holz, so ist eine Verwachsung unmöglich; sind sie nur an einer bestimmten Stelle, z. B. im Cambium vorhanden, so tritt auch nur eine lokale Verwachsung ein.

Wird nun aber der ausgeschnittene Teil der Pflanze in **a n d e r e r O r i e n t i e r u n g** in den Wundraum eingefügt, wird z. B. oben und

unten, oder innen und außen vertauscht, so tritt zwar auch Verwachsung ein, allein nach kürzerer oder längerer Zeit macht sich eine Störung bemerkbar; es bildet sich eine Geschwulst, die in extremen Fällen den Tod der Pflanze herbeiführt. Ursache dieser Geschwulst ist die Polarität, die in jeder einzelnen Zelle und nicht nur in der Längsrichtung, sondern auch in radialer Richtung besteht. Vergleicht man Fig. 108 *I*, ein normal eingesetztes Stück der Rübe, mit Fig. 108 *II*, einem verkehrt eingesetzten, so bemerkt man, wie im letzteren Fall die Gefäßverbindung gestört ist: Die Polarität der Gefäße äußert sich darin, daß ihre „Wurzelpole“, die an der oberen Verwachsungsstelle zusammentreffen, sich nicht vereinigen können; die Neubildungen suchen umzubiegen und sich seitlich an alte Gefäße in der Art anzulegen, daß sie gleichsinnig mit diesen orientiert sind. Die Fig. 109 zeigt des näheren die Art der Verbindung der Gefäße, wobei deren Polarität durch Pfeile angedeutet ist. Nicht allen Zellen gelingt aber so der richtige Anschluß; die Störungen durch die abnorme Orientierung dauern fort, und es kommt zu lebhaftem Wachstum, zu einer Geschwulstbildung, wie sie sonst durch Parasiten veranlaßt zu sein pflegt.

Dieselben Erfolge werden erzielt, wenn man ausgeschnittene Gewebe nicht am gleichen Ort wieder anwachsen läßt, von dem sie stammen, sondern wenn man sie an eine andere Stelle bringt. Man kann sie aber auch auf ein anderes Individuum derselben Art, ja sogar vielfach auf eine andere Spezies transplantieren. Von Interesse sind diese Versuche nur dann, wenn das Gewebe, das transplantiert wird, einen Vegetationspunkt aufweist, vor allem, wenn es eine oder mehrere Stammknospen besitzt. Eine Transplantation von knospenführenden Teilen wird in der Gärtnereipraxis außerordentlich häufig ausgeführt, und zwar wird beim „Okulieren“ nur eine Knospe, beim „Pfropfen“ aber ein kleiner Zweig transplantiert. Den Teil, der transplantiert wird, bezeichnet man als „Reis“, den anderen, auf den transplantiert wird, als „Unterlage“. Beim Okulieren besteht das „Reis“ aus einem schildförmigen Stück Rinde nebst ansitzender Knospe, das sorgfältigst vom Holzkörper abgelöst und auf der Unterlage nach Abheben von zwei Rindenflügeln an das Cambium angepreßt wird. Es verwächst Cambium mit Cambium, und darauf treibt die Knospe aus. Von den Pfropfmethoden, deren zahllose existieren, wollen wir nur eine hier anführen, das Pfropfen in den Spalt: die Unterlage wird am Ende der Länge nach gespalten, und in den Spalt wird die keilförmig zugespitzte Basis des Reises eingefügt. In diesem wie im vorigen Fall bedarf es eines guten Verbandes, bis die Vereinigung erzielt ist.

Man kann, wie bemerkt, das Reis auch auf eine andere Spezies transplantieren, doch können nicht beliebige Pflanzen miteinander verwachsen, es ist dazu eine gewisse Verwandtschaft nötig; es geht aber die Verwachsungsfähigkeit keineswegs der systematischen Verwandtschaft parallel. Apfel und Birne z. B. verwachsen schlecht, obwohl sie zur selben Gattung gerechnet werden, dagegen verwächst die Birne mit der Quitte, die man in eine andere Gattung zu stellen pflegt, sehr leicht. Ebenso gedeihen Reiser der Kartoffel auf Datura und Physalis besser als auf manchen Arten der Gattung Solanum. Auf Peireskia aculeata kann man, wie es scheint, alle anderen Kakteen leicht aufpfropfen, während andere Peireskiaarten schlechte

Unterlagen sind. Das alles sind Tatsachen, die wir als gegeben hinnehmen müssen; zu erklären sind sie nicht. Das Interesse aber, das wir an dieser Stelle der Transplantation entgegenbringen, liegt in den zahlreichen Korrelationen, die man mit ihrer Hilfe nachweisen kann. Die Wechselbeziehungen zwischen zwei verwachsenen Spezies dürften sich in derselben Weise vollziehen, wie sonst zwischen den Teilen *einer* Pflanze, denn die Verwachsung ist eine vollkommene, da STRASBURGER sogar (1901) Protoplasmaverbindungen zwischen Reis und Unterlage feststellen konnte.

Die Einwirkungen, die zwischen Reis und Unterlage nachweisbar sind, können zunächst rein *quantitative* sein. Es gibt Pflanzen, die sich als Reiser auf einer anderen Spezies üppiger entwickeln als auf ihrer eigenen Art, so Physalis auf Kartoffel, Arabis albida auf Brassica oleracea, Solanum dulcamara auf Lycopersicum. Umgekehrt kann das Wachstum des Reises durch die Unterlage auch gehemmt werden, und da mit der Hemmung des vegetativen Wachstums oft eine Förderung der Blütenbildung Hand in Hand geht, so wird die Transplantation aus diesem Grunde häufig in der Obstbaumzucht angewandt. Birnen z. B., die als Zwergbäume wachsen sollen, werden auf die Quitte, Aepfel werden zum gleichen Zweck auf Malus paradisiaca gepfropft. Mit der Aenderung im Wachstum hängt vielfach eine Veränderung in der Lebensdauer zusammen: die Zwergäpfel, die auf Malus paradisiaca gepfropft sind, werden nur 15—25 Jahre alt, während ein normaler Apfelbaum ca. 200 Jahre erreicht. Pistacia vera wird als Sämling höchstens 150 Jahre, auf P. terebinthus gepfropft 200, auf Pistacia lentiscus 40 Jahre alt; im ersten Fall tritt also Erhöhung, im zweiten Verringerung der Lebensdauer ein. Einjährige Pflanzen können meistens durch Transplantation nicht in mehrjährige verwandelt werden, doch hat LINDEMUTH (1901) die einjährige Modiola caroliniana als Unterlage eines Abutilon Thompsoni $3^1/_2$ Jahre am Leben erhalten, und weitere Erfolge in dieser Richtung sind recht wahrscheinlich.

Wenn wir uns jetzt zu eigentlich *qualitativer* Beeinflussung wenden, so müssen wir zunächst hervorheben, daß solche in der Regel[1]) nicht so weit geht, daß die *spezifischen* Eigenschaften der beiden vereinigten Pflanzen eine Aenderung erleiden; auf dieser Erfahrung beruht ja gerade die Verwendung der Transplantation in der gärtnerischen Praxis. Andere Qualitätsänderungen kommen aber vor; sie sind auch in obigem schon gestreift, wenn erwähnt wurde, daß die Obstbäume durch Transplantation zu reichlicherer Blüte und Fruchtbildung gebracht werden können. Einen sehr interessanten Versuch über qualitative Beeinflussung verdanken wir ferner VOECHTING (1892). Er hat gezeigt, daß aus *Knospen*, die von der Basis der Infloreszenz einer Rübe im zweiten Jahr entstammen, vegetative, mit großen Blättern versehene Laubsprosse hervorgingen, wenn sie auf eine einjährige Rübe aufgepfropft wurden, dagegen Infloreszenzen, wenn sie auf eine schon im zweiten Jahre stehende Unterlage gebracht wurden (Fig. 110). An ihrem natürlichen Orte belassen, würden diese Knospen, ohne in Tätigkeit zu treten, im Herbst zugrunde gegangen sein; durch die Transplantation sind sie zu neuem Wachstum geführt worden, und die Art desselben hing ganz von der Unterlage ab. Hand in

1) Vgl. Vorlesung 29, S. 460.

Hand mit der Ausgestaltung stand dann auch die Lebensdauer, die im einen Fall (bei der Infloreszenz) ein Jahr, im anderen dagegen zwei Jahre betrug.

Nicht minder interessant sind einige Versuche von LINDEMUTH (1901) mit Kartoffeln. Das Kartoffelreis gedeiht auf Datura besonders gut, doch treiben seine direkt über der Unterlage befindlichen Knospen zu horizontalen Luftstolonen aus. In dieser Stolonenbildung macht sich offenbar der Trieb der Pflanze geltend, Reservestoffbehälter auszubilden, die an der Datura-Unterlage nicht entstehen können. Die Datura-Unterlage fördert nun aber, vermutlich durch ihre starke Wurzeltätigkeit, lebhaft das vegetative Wachsen, und infolgedessen werden die Stolonen nicht zu Knollen, sondern zu Laubsprossen. Wird aber das Reis auf eine Unterlage transplantiert, die, ihm wie z. B. Capsicum annuum, ein nur schlechtes Wachstum ermöglicht, so werden dieselben Knospen, von denen eben die Rede war, ohne Stolonenbildung sofort zu Knollen.



Fig. 110. Rübe nach VOECHTING (1892). *1* Zwei Reiser auf eine diesjährige Rübe gepfropft. *2* Dasselbe Objekt später. *3* Vorjährige Rübe, auf die drei Reiser gepfropft wurden, die nach oben in Blütenstände ausgingen (nur ihre Basis ist dargestellt).

Die Rückführung so zahlreicher und heterogener Erscheinungen auf das Prinzip der Korrelation ist nur ein Anfang zur Erklärung der Ursachen der pflanzlichen Gestalt, und zwar ein bescheidener. Denn wir können zwar Korrelationen konstatieren, aber wir können sie bisher nicht weiter erklären. Die Einflüsse der Teile aufeinander sind durchaus rätselhaft. Wir wollen nicht leugnen, daß gelegentlich einmal ein Organ durch Nährstoffanziehung oder durch Wasseranziehung andere am Wachsen hemmen mag, aber es muß scharf betont werden, daß im großen und ganzen mit derartigen einfachen Annahmen durchaus nicht auszukommen ist. Da man sich in der Mehrzahl der Fälle eine physikalische Beeinflussung der Teile nicht vorstellen kann, da insbesondere die bei anderer Gelegenheit von NÄGELI entwickelte Vorstellung von der Uebertragung von „Schwingungen" sich als ganz unfruchtbar erwiesen hat, so wird man kaum umhin können, anzunehmen, daß chemische Vorgänge bei der Korrelation eine große Rolle spielen. Welcher Art die wirksamen Körper aber sind und wie sie in der Pflanze entstehen, sich verbreiten und vergehen, das muß ganz dahingestellt bleiben. Hinzuweisen wäre jedoch auf die Antitoxine der Immunitätslehre, auf Stoffe, die vielfach für eine bestimmte Spezies charakteristisch sind. Gewisse Erscheinungen auf dem Gebiete des Pflanzenlebens, so vor allem die Selbststerilität, haben uns ferner sogar zu der Annahme von „Individualstoffen" geführt (JOST 1907). Da liegt es nahe, von der Erforschung derartiger,

ihrem Wesen nach noch ganz unbekannter Stoffe auch Aufklärung über die Korrelationen zu erwarten. So gut wie die Spezies Stoffe führt, die für sie charakteristisch sind, wird auch eine Zellart, eine Gewebeart ihre eigenen Stoffe führen können. Man hat eigentlich auch solche stets angenommen, denn man hat schließlich alle Unterschiede im Organismus auf Differenzen im Protoplasma zurückzuführen gesucht. Wenn aber solche Stoffe, wie das die Korrelationen erfordern, aus der Einzelzelle heraustreten und in größerer oder geringerer Entfernung irgendwie wirken, so müssen sie diffusibel sein und können nicht dem eigentlichen Plasma angehören, das wir uns in der Zelle festgebannt vorstellen.

Sehen wir von einer Weiterverfolgung dieser absichtlich allgemein gehaltenen Vorstellungen ab und halten wir uns wieder an die Tatsachen, d. h. an die empirisch konstatierten Korrelationen, so bleibt uns zum Schluß noch hervorzuheben, daß diese zwar vorzugsweise durch experimentell erzeugte Abweichungen vom typischen Entwicklungsmodus der Pflanze — also, wenn man will, durch Mißbildungen — bewiesen werden, daß sie aber zweifellos auch in der normalen Ontogenese eine fundamentale Rolle spielen. Einige Beispiele mögen das erläutern.

Betrachten wir zunächst einmal die Organogenese am Vegetationspunkt, so müssen wir uns sofort sagen, daß die Art dieses Vegetationspunktes (ob Stamm- oder Wurzelvegetationspunkt) durch Korrelationen schon in der Eizelle bestimmt wird und durch solche weitergeführt werden muß. Am Stammvegetationspunkt treten dann Blätter auf; sie lassen zwischen sich Stellen frei. Niemand wird daran zweifeln, daß jede beliebige Stelle der Vegetationskuppe zur Blattbildung in gleicher Weise befähigt ist. Wenn nun die eine Stelle zum Blatt auswächst, so muß sie offenbar die benachbarte an der Blattbildung hemmen; wir suchen also der Blattstellung durch Annahme von Korrelationen ein gewisses Verständnis abzugewinnen. Dabei kommen wir aber auf ein Gebiet, für das eine andere Theorie schon lange existiert, eine Theorie, die sich des größten Ansehens erfreute, die mathematisch begründet und deshalb weit vollkommener als jede andere botanische Auffassung zu sein schien. Wir meinen die „mechanische Theorie" der Blattstellung.

Es liegt uns völlig fern, zu behaupten, die Beziehungen der Pflanzenorgane zueinander seien nur chemischer Natur. Mechanische Beeinflussungen sind bei Organen, die einander berühren, sehr wohl möglich. Dabei ist zu unterscheiden zwischen einer r e i n mechanischen Druckwirkung und einem Reizerfolg, wie wir ihn im vorigen Kapitel auf Druck, Kontakt etc. eintreten sahen.

Sehr häufig begegnet man bei der normalen Entwicklung der Pflanze Druckwirkungen am Vegetationspunkt, wenn die jugendlichen Organe ein stärkeres Wachstumbestreben haben, als dem durch die Knospenschuppen oder, allgemeiner gesagt, die äußeren Blattgebilde eingeengten Raum entspricht. Manche eigenartige „Knospenlagen" verdanken zwar ausschließlich inneren Ursachen ihre Entstehung, andere aber sind durch die Raumverhältnisse bedingt. Die in „zerknitterter" Knospenlage befindlichen Blumenblätter von Papaver z. B. breiten sich flach aus, wenn der Kelch entfernt wird, um nach Anbringung einer Gipsumhüllung, also eines künstlichen Kelches, abermals zerknittert zu werden (Arnoldi 1900). Auf derartige unbedeutende und meist auch vorübergehende Wirkungen beschränkt sich

aber der gegenseitige Druck der Organe am Vegetationspunkt; selten, daß noch am erwachsenen Organ, wie an den Blättern der Agave, Eindrücke anderer Blätter zu sehen sind. Es kann, wie schon HOFMEISTER (1868, S. 638) bemerkte, kein Beispiel genannt werden, das dartäte, daß durch mechanische Einflüsse die Gestaltung eines Organs in wesentlicher Weise beeinflußt würde.

Was von der Gestaltung gilt, das gilt erst recht von der Stellung. Die „mechanische" Theorie der Blattstellung, die von SCHWENDENER (1878) begründet und von seinen Schülern weiter entwickelt wurde, behauptet, daß „mechanische" Verhältnisse, vor allen Dingen die Verteilung des Druckes im Vegetationspunkt, den Anlageort neuer Organe bedinge, und daß ferner die bestehenden Organe durch gegenseitigen Druck ihre Stellung zueinander ändern sollen. Solche Stellungsänderungen, wie sie SCHWENDENER erklären will, sind aber nirgends beobachtet, und sie wären auch schlechterdings unverständlich (SCHWENDENER 1883 u. ff., SCHUMANN 1899, JOST 1899 u. ff.). — Für die Behauptungen aber über die Abhängigkeit der ersten Anlage der Organe vom Druck fehlen die Beweise noch durchaus. In einzelnen Fällen, z. B. bei der Organbildung an Achselknospen, scheint uns die „mechanische Theorie", wenn auch nicht bewiesen, so doch einfach und klar; denn an der Achselknospe könnte durch Tragblatt und Achse vielfach ein Druck auf die vordere und hintere Seite des Vegetationspunktes ausgeübt werden, und wenn die neuen Blätter an Punkten geringsten Druckes entstehen, so müssen sie hier in der Tat an den Flanken auftreten. Unklar und durchaus nicht „mechanisch" sind aber die Verhältnisse an jedem beliebigen, schon mit einigen Blattanlagen besetzten Vegetationspunkt. Ueber die Verteilung der Drucke an dem Kegel oberhalb der jüngsten Blattanlagen wissen wir gar nichts. Neuerdings hat denn auch LEISERING (1902), ein Schüler SCHWENDENERS, direkt zugegeben, daß in diesen Fällen ein äußerer Druck auf den Vegetationspunkt fehle. Wenn dann LEISERING seine Zuflucht zu inneren Spannungen nimmt, die durch die Basis des sich vorwölbenden Blattes bedingt sein sollen, so begibt sich damit die Theorie in eine Stellung, bei der die Wissenschaft dem Glauben das Feld räumt. Zu einer ausführlichen Würdigung der „mechanischen Theorie" ist hier nicht der Ort. (Man vgl. SCHWENDENER 1883 u. ff., VOECHTING 1894 u. 1902, WINKLER 1901 u. 1903, FALKENBERG 1901, BERTHOLD 1904.) Es sollte nur hervorgehoben werden, daß unserer Meinung nach dem Druck keine maßgebende Bedeutung für die Stellung der Organe zukommt.

Auch in den Fällen, wo der Annahme eines solchen Druckes auf den Vegetationspunkt nichts entgegensteht, wie an den Achselknospen, bleibt es doch immer willkürlich, diesen Druck als allein maßgebend zu betrachten und alle anderen Beziehungen der Organe, die doch nach Analogie der zahlreichen Beispiele von Korrelationen bestehen müssen, zu ignorieren. Es kommt dazu, daß in nicht wenigen Fällen die gleichen Stellungen von Seitenorganen beobachtet werden konnten, wenn diese in weiter Entfernung [illegible] älteren Organen auftreten, wenn also der „Kontakt" fehlte (vgl. z. B. Fig. 70, S. 329) und damit auch LEISERINGS [illegible] nicht vorhanden sein können. Wenn aber in [illegible] der Kontakt keine Rolle spielt, so [illegible] den anderen auch keine Rolle [illegible]

Uebrigens wird die Stellung der Organe nicht immer durch die Nachbarorgane bestimmt; für die Anordnung der Seitenwurzeln sind bekanntlich innere, anatomische Strukturen maßgebend. Es ist zu vermuten, daß auch am Vegetationspunkt des Sprosses, speziell der Blüten, gelegentlich ähnliche Dinge vorkommen; bei Campanula medium z. B. richtet sich die Orientierung der Karpelle ausschließlich nach dem Kelch; je nach der Anzahl von Wirteln, die zwischen Kelch und ihnen eingeschaltet sind, alternieren sie also mit den Staubgefäßen, oder sie stehen vor diesen (man vgl. Eichler, Blütendiagramme I, 295). Wie nun aber den Karpellen die Stellung der Kelchblätter „zur Kenntnis" kommt, das wissen wir nicht.

Es macht den Eindruck, als ob die mechanische Theorie zunächst eine „rein mechanische" sein wollte, und erst in der neuesten Publikation Leiserings tritt die Möglichkeit einer Reizwirkung des vermuteten Druckes etwas deutlicher hervor. Daß solche Wirkungen bestehen können, wird niemand leugnen wollen, doch fehlt der Beweis für die Existenz derselben am Vegetationspunkt vollkommen. — Wenn wir die mechanische Theorie der Blattstellung ablehnen, so müssen wir zugeben, daß wir etwas Besseres nicht an ihre Stelle zu setzen haben. Denn mit der allgemeinen Einsicht, daß es sich auch bei der Stellung der Organe um Korrelationen handelt, ist eine exakte Erklärung nicht gegeben. Allenfalls ließe sich darauf hinweisen, daß auch sonst in der Pflanze eigenartige regelmäßige Anordnungen von Organen vorkommen, die ebenfalls auf Korrelation beruhen müssen. Auf diese kommen wir alsbald zu sprechen.

Daß bei der auf die Organanlage folgenden Streckung Korrelationen eine große Rolle spielen, ist besonders einleuchtend. Anderenfalls müßten z. B. alle Seitenknospen austreiben, denn sie sind ja zweifellos gleich veranlagt; es müßte der Knoten ebenso stark in die Länge wachsen als das Internodium; oder es müßte ein einziges Internodium allein sich verlängern etc. etc.

Auch bei Betrachtung der Ausbildung der inneren Struktur kommen wir zum gleichen Resultat. Wenn wir zunächst einmal die allgemeine Symmetrie ins Auge fassen, so sehen wir da die regelmäßigen Anordnungen, auf welche eben bei der Stellung der Organe angespielt wurde. Man denke z. B. an die Verteilung der Gefäßgruppen im Wurzelquerschnitt, an die Verteilung von Sklerenchym und Assimilationsgewebe in der Peripherie des Stammes. Das sind ja keine ein für allemal erblich gegebenen Strukturen, sondern sie sind in hohem Grad veränderlich. Zweifellos ist jede Zelle in der Peripherie des Wurzelzentralzylinders zur Gefäßbildung ebenso befähigt, wie jede Stelle unterhalb des Vegetationspunktes zur Blattbildung geeignet ist; trotzdem werden nur bestimmte, in regelmäßigen Abständen voneinander stehende Zellen zu Gefäßen, so wie nur bestimmte Stellen des Vegetationspunktes zu Blättern werden. Betrachten wir ferner den Zusammenhang der Gefäße, Fasern, Siebröhren in der Längsrichtung, so kann dieser ohne nachbarliche Beeinflussung gar nicht vorgestellt werden. Die Beziehungen, die zwischen den Gefäßbündeln und den Blättern bestehen, weisen uns auf weitere Korrelationen hin. Solche treffen wir endlich auch, wenn wir Flächenwachstum und Dickenwachstum der Einzelzelle ins Auge fassen und vor allem, wenn wir an die korrespondierenden Tüpfel denken.

Auch aus einem bisher noch nicht erwähnten Grund kann man e Bedeutung der Korrelationen für die Organogenese der Pflanzen cht hoch genug bewerten. Der Vegetationspunkt des Stengels ist zahlreichen äußeren Faktoren, wie z. B. Licht, Wasser, entweder r nicht oder doch nur in geringem Grade direkt zugänglich. enn nun solche Faktoren auf die Gestaltung der Pflanze Einfluß winnen, so können sie das direkt nur auf die erwachsenen Teile; n diesen aus muß dann der Einfluß auf den Vegetationspunkt weiterleitet werden, denn tatsächlich findet häufig schon in der Knospe e Beeinflussung durch die äußeren Faktoren statt, und zu der Zeit, wo e direkt mit einem Organ in Berührung kommen, sind sie wirkungslos.

Genug der Beispiele, die wir noch ins Ungemessene vermehren nnten! — Das Ergebnis unserer Betrachtung der Korrelationen ßt sich in dem Satz zusammenfassen: Der Bau der Pflanze, wie er h in der Natur oder im Experiment herstellt, ist nicht von vornrein bestimmt, er wird wesentlich bedingt durch die Korrelationen, e zwischen den Teilen und dem Ganzen bestehen.

Wir haben S. 356 die Ursachen der pflanzlichen Gestaltung in nere und äußere eingeteilt. Jetzt haben wir zu fragen, in welche von esen Kategorien die Erscheinungen der Korrelation zu rechnen sind.

Wenn man die Pflanze als Ganzes betrachtet — und das ist nächst wohl die natürlichste Betrachtungsweise — dann sind die orrelationen innere Ursachen des Geschehens. Wenn man aber ie relative Selbständigkeit der Einzelzelle oder der einzelnen Knospe s Auge fast, dann sind die Beeinflussungen dieser durch andere ellen oder andere Vegetationspunkte äußere Ursachen der Gestaltung. Aber auch in der einzelnen Zelle eines Vegetationspunktes nden wir noch ein kompliziertes System vor, in dem wir Zellhaut, ellsaft und Protoplasma unterscheiden. Wir wissen, daß die eigentche Gestaltung der Pflanze vom Protoplasma ausgeht und für dieses t dann Zellsaft und Zellmembran gerade so Außenwelt, wie für die anze Zelle eine Nachbarzelle. Auf Grund derartiger Ueberlegungen önnte man sich KLEBS anschließen (1903, 1904, 1905) und dreierlei rsachen der pflanzlichen Gestaltung annehmen, nämlich 1) äußere aktoren; 2) innere Bedingungen; 3) spezifische Struktur. In der ezifischen Struktur eines Körpers, mag dieser leblos oder ein rganismus sein, sieht KLEBS die Ursache dafür, daß er unter bemmten Bedingungen eine bestimmte Eigenschaft zeigt. Die spezische Struktur bedingt „Fähigkeiten oder Potenzen des Körpers". o hat der Stoff H_2O die „Potenz", fest, flüssig oder gasförmig zu scheinen, so hat die Spezies Sempervivum Funkii die Potenz, Laubsetten, Ausläufer oder Blüten zu bilden. Die inneren Bedingungen n Vegetationspunkt entscheiden, welche von den Potenzen in Erheinung tritt. Als solche innere Bedingungen nennt KLEBS (1905) die Affinitäten und Molekularkräfte, die zwischen der Unmenge der e Zelle zusammensetzenden kleinen Teilchen walten". Er fährt rt: „Jede Zelle ist das Produkt einer anderen Zelle und erhält dat von vornherein eine gewisse Beschaffenheit der inneren Bengungen in Bezug au[illegible]ehalt, den osmotischen Druck, das orhandensein oder F[illegible] Stoffe, z. B. der Fermente, die engenverhältnisse d[illegible] Stoffe, Kohlehydrate, Eiweiß, ure, Salz[illegible] ich unter den Begriff der

inneren Bedingungen; von ihrer gerade vorhandenen Beschaffenheit hängt es ab, welche Potenzen der spezifischen Struktur einer Zelle zur Verwirklichung gelangen, ob sie wächst, sich teilt, ihre Form in mannigfaltigster Weise ändert u. s. f."

Die inneren Bedingungen sind aber veränderlich und die Außenwelt hat dadurch, daß sie diese verändert, einen freilich nur indirekten Einfluß auf die Entwicklung der Pflanze.

Wir können dieser Darstellung von KLEBS nicht folgen, weil wir in einem wesentlichen Punkt eine andere Auffassung haben. Es scheint uns nirgends bei KLEBS der Nachweis erbracht, daß wirklich eine Zelle deshalb wächst, weil gewisse Stoffe, wie Eiweiß, Kohlehydrate, Enzyme vorhanden sind oder fehlen. Wir sind im Gegenteil der Meinung, daß das Vorhandensein oder Fehlen solcher Stoffe *nicht* die Tätigkeit des Protoplasmas *bestimmt*, sondern umgekehrt von ihr *bestimmt* wird. Was man aber gewöhnlich Protoplasma nennt, braucht nicht identisch zu sein mit dem Träger der Potenzen. Nur ein Teil des Protoplasmas, dem man früher den Namen Idioplasma gab, könnte Träger der Potenzen sein und für dieses Plasma könnte das übrige gerade wie Zellsaft, Zellhaut etc. „innere Bedingung" sein. Diese Art von „inneren Bedingungen" dürften dann aber in der Praxis kaum von der spezifischen Struktur trennbar sein. Das soll an einem Beispiel erläutert werden. Nach KLEBS kommt die Polarität der Pflanzen durch äußere Faktoren bezw. durch die von diesen abhängigen inneren Bedingungen zustande. Wir haben gesehen, daß der Beweis für diese Ansicht nicht erbracht ist, aber wenn wir auch voraussetzen, das sei der Fall, so können wir doch nicht annehmen, daß *ohne* eine bestimmte Fähigkeit der Pflanze, sich polar zu gestalten, die Polarität auftreten würde. Diese Fähigkeit muß aber eine spezifische sein, also nach KLEBS von der spezifischen Struktur abhängen, denn man kann sich eine höhere Pflanze überhaupt nicht apolar vorstellen. Schon die Keimzelle einer Weide sondert sich in die zwei Pole — und wenn auch bestimmte innere Bedingungen darüber entscheiden, *welche Stelle* von ihr zum einen, welche zum anderen Pol werden soll, so kann man doch nicht behaupten, daß diese Bedingungen erst die Polarität *erzeugen*. Es sei denn, daß nachgewiesen wird, daß die Pflanze ohne diese Bedingungen entweder gar nicht, oder als eine apolare Kugel wächst.

Weiter scheint uns gegen die Auffassung von KLEBS zu sprechen, daß doch sein eigenes Bestreben ganz darauf gerichtet ist, die Grenze zwischen spezifischer Struktur und innerer Bedingung immer mehr zu verwischen. Wenn KLEBS durch passende Einwirkung äußerer bezw. innerer Bedingungen Alles aus Allem hervorgehen läßt, warum macht er da vor den Potenzen Halt und läßt sie ein unveränderliches Gut der Pflanze sein selbst dann, wenn eine bisher noch nie gesehene aber vom Entstehungsmoment an konstante Eigenschaft zu Tage tritt? (Vgl. „Mutationen" in Vorl. 30.)

Wir verzichten also auf die Scheidung zwischen inneren Be-dingungen und spezifischer Struktur, weil diese doch nicht [illegible] führbar ist. Aber auch zwischen inneren und äußere[illegible] kann man keine scharfe Grenze ziehen. Immerhin [illegible] wir, wenn wir bloß diese zwei Kategorien aufstellen, [illegible]

Grenze, und nicht wie KLEBS zwei, zu errichten. Mit PFEFFER nennen wir innere oder autonome Ursachen der Gestalt alle Faktoren, die bei konstanten äußeren Verhältnissen die Entwicklung der Pflanze beeinflussen. Zu den inneren Faktoren rechnen wir dann naturgemäß auch die Korrelationen. Es liegt uns ja überhaupt völlig fern, die *inneren* Ursachen mit den *unabänderlichen* Ursachen der Gestaltung gleichzusetzen. Es muß stets unsere Aufgabe sein, diese inneren Ursachen nach Möglichkeit zu analysieren. Daß uns das meistens nur in sehr geringem Maß gelingt, macht leider nicht selten ein tieferes Eingehen auf die Fragen der Entwicklung unmöglich.

Vorlesung 27.

Die Periodizität in der Entwicklung I.

Der Entwicklungsgang der Organismen vollzieht sich nicht in ewig gleicher Tätigkeit, in andauernd gleichem Wachstum. Besteht eine Pflanze etwa aus einer kugligen Zelle, so kann diese doch nur bis zu einer *spezifischen* Größe heranwachsen; ein gleichmäßig fortgesetztes Flächenwachstum unter Beibehaltung der Kugelgestalt wäre vollkommen unmöglich. Bei den einfachsten Organismen pflegt auf ein gewisses Wachstum eine Zellteilung zu folgen, und damit sind dann zwei Elementarorganismen konstituiert, deren jeder in derselben Weise wie der Mutterorganismus sich weiter entwickelt. Es folgen also in regelmäßiger Periodizität Wachstum und Teilung aufeinander. Bei Pflanzen, die mit einem Vegetationspunkt wachsen, pflegt dieser, einerlei ob er ein Teil einer Zelle ist (wie bei den Siphoneen) oder aus vielen Zellen aufgebaut ist, nicht nur gleichförmig in einer Richtung weiter zu wachsen, sondern auch von Zeit zu Zeit Auszweigungen zu bilden. Je komplizierter aber der Organismus ist, desto mehr springen periodische Aenderungen in seiner Entwicklungstätigkeit in die Augen, die bald aus mehr oder weniger erkennbaren *äußeren* Ursachen, bald aus rein *inneren* Konstellationen entspringen. Eine der auffallendsten derartigen Aenderungen besteht darin, daß bei manchen Pflanzen nach einiger Zeit ein Teil des Organismus abstirbt und meist nur ein kleines Bruchstück am Leben bleibt und die Entwicklung fortsetzt. Nicht minder beachtenswert ist die Erscheinung, daß die Entwicklung oft für Wochen, Monate oder noch länger ganz stille steht, ohne daß die Entwicklungs*fähigkeit* vernichtet wäre. Die damit angedeuteten drei Zustände: Ruhe, Tätigkeit, Tod sind für den Organismus im höchsten Grade charakteristisch, und wir werden deshalb ihnen und anderen „periodischen“ Erscheinungen die heutige Vorlesung ausschließ-[illegible] nen haben.

[illegible] freilich nicht zum erstenmal auf diese Fragen, denn [illegible] bei anderer Gelegenheit gesehen, daß unter un-[illegible] Verhältnissen, z. B. bei zu hoher und zu nied-

riger Temperatur oder bei Wasserentziehung, zunächst Entwicklungsstillstand, dann Tod erfolgt. Eine Wasserentziehung aber, die eine Entwicklung unmöglich macht, trifft in manchen Klimaten die Pflanzen in regelmäßigen Zeiträumen, und auch bei uns werden wenigstens gewisse Pflanzen periodisch von ihr betroffen; ebenso ist es mit der Kälte, der unsere einheimische Vegetation alljährlich im Winter ausgesetzt ist. Man wird erwarten dürfen, daß die Pflanzen sich in irgend einer Weise an diese ungünstigen Verhältnisse angepaßt haben, um sie ohne dauernde Schädigung überstehen zu können. In der Tat haben wir eine solche Anpassungsfähigkeit an Austrocknung bei den Flechten und Moosen vorgefunden, die bei einer spezifisch verschiedenen Wasserentziehung am Leben bleiben, während die Laubblätter oder Wurzeln der höheren Pflanze bei dem gleichen Wasserverlust zugrunde gehen. Bei der höheren Pflanze sind es aber die Samen und die Sporen, die sich in einem gewissen Entwicklungszustande vom übrigen Körper loslösen, sich so der Wasserversorgung entziehen und austrocknen; im lufttrockenen Zustande, ja selbst bei noch geringerem Wassergehalt, können sie dann lange Zeit verbleiben. Es ist klar, wir können einen Samen in lufttrockenem Zustand nicht als tot bezeichnen, denn er bleibt so unter Umständen viele Jahre lang entwicklungsfähig. Aber es erhebt sich da doch die Frage, ob diese Ruhe eine wirkliche und absolute oder nur eine scheinbare ist. Ist der Same einer Uhr zu vergleichen, die aufgezogen ist, aber des Anstoßes an das Pendel bedarf, um zu gehen? Oder ist die Ruhe keine wirkliche, finden auch im trockenen Samen Lebensäußerungen statt, die nur so wenig intensiv sind, daß sie nicht beachtet wurden? Vor allem wird man fragen, wie es sich mit der Atmung verhält, also dem Prozeß, der in der tätigen Pflanze unentbehrlich ist. Hält sie auch im trockenen Samen, in vielleicht nur stark vermindertem Grade an? KOLKWITZ's (1901) Versuche, die an der Gerste ausgeführt sind, zeigen in deutlichster Weise, von wie großem Einfluß der Wassergehalt der Samen auf ihre Atmung ist, denn 1 kg Gerste schied in 24 Stunden bei Zimmertemperatur aus:

bei einem Wassergehalt von	Kohlensäure in mg
19—20 Proz.	3,59
14—15 „	1,4
10—12 „	0,35

Da nun 20 Prozent Wasser in frisch geernteter, 10—12 Prozent in lufttrockener Gerste enthalten sind, so wird man sagen müssen, die Atmung nimmt mit dem Austrocknen rapid ab und erreicht im lufttrockenen Samen einen Wert, der praktisch gleich Null ist; denn erst in etwa 100 Jahren würde 1 Prozent des Samengewichtes veratmet sein (vgl. die Angaben auf S. 221). Freilich kann man die Kohlensäureausscheidung durch Erhöhung der Temperatur auch im trockenen Samen beschleunigen; KOLKWITZ erhielt bei 50° schon 15 mg Kohlensäure aus dem Kilo Gerste von 10—12 Prozent Wassergehalt. Trotzdem wird man aber kaum fehl gehen, wenn man aus seinen Versuchen den Schluß zieht, daß die Atmung zur Erhaltung der Lebensfähigkeit nicht nötig ist, denn viele Samen können unbeschadet ihrer Keimfähigkeit eine viel weiter gehende Eintrocknung ertragen. Der Gerste kann man leicht das Wasser bis auf 1—3 Prozent entziehen, und SCHRÖDER (1886) gibt an, daß Gerste mit nur 2 Prozent Wasser nach 11 bis 12 Wochen noch gut

keimte. Im Zustande solcher Austrocknung ist aber die Atmung zweifellos so gering, daß man ihr keine physiologische Bedeutung mehr zuschreiben darf. Aus diesen sowie aus gewissen neueren Erfahrungen P. BECQUERELS (1906) muß man also zweifellos schließen, daß die Atmung nicht zur Erhaltung der Keimfähigkeit nötig ist und daß während der Ruheperiode sehr wohl ein Zustand absoluter physiologischer Untätigkeit (vergleichbar dem Zustand der aufgezogenen, aber nicht gehenden Uhr) existieren kann. Ob das für alle austrocknenden Samen gilt, wissen wir nicht.

Die Samen vom Typus der Gramineen, die also weitgehende Austrocknung ertragen, behalten aber alle ihre Keimfähigkeit nur eine beschränkte Anzahl von Jahren, und solche, die sie 50 oder mehr Jahre bewahren, dürften jedenfalls zu den Ausnahmen gehören. Womit bei ihnen das endliche Aufhören der Keimfähigkeit zusammenhängt, ist nicht festgestellt; wenn man aber bedenkt, daß für gewisse Reserveeiweißstoffe im trocken liegenden Samen eine allmähliche Veränderung konstatiert ist, die sich in der Abnahme ihrer Löslichkeit äußert, so kann man begreifen, daß auch spezifische Protoplasmastoffe sich mit der Zeit so verändern, daß sie funktionsunfähig werden. Jedenfalls ist es ganz ausgeschlossen, daß der Tod der ruhenden Samen durch Veratmung der Reservestoffe herbeigeführt wird.

Während manche Samen sofort nach der Reife bei Gewährung der nötigen äußeren Bedingungen keimfähig sind, bedürfen andere einer Ruheperiode. — So keimen nach KIENITZ (1880) die Samen der Esche, Hainbuche und Zirbel erst im Jahr nach der Reife, und von anderen Pflanzen ist bekannt geworden (WINKLER 1883), daß die einzelnen Samenkörner sich individuell verschieden verhalten; Euphorbia cyparissias keimt z. B. im Laufe von 4—7 Jahren. Es ist festgestellt, daß diese Verschiedenheiten zum Teil auf einer ungleichen Permeabilität der Samenschale für Wasser beruhen, so daß bei den einzelnen Individuen zu verschiedenen Zeiten die zur Entwicklung nötige Wassermenge dem Keimling zur Verfügung steht. Auf der anderen Seite sind aber auch Samen bekannt, die trotz Wasserdurchtränkung erst nach einer gewissen Zeit keimen. Dies trifft nach WIESNER (1898) z. B. für Viscum zu, und wir müssen es dahingestellt sein lassen, ob hier Veränderungen im Innern oder Entfernungen äußerer Hemmungen (Gift des Fruchtschleimes) maßgebend sind. Nach FISCHER (1907) keimen auch die Samen vieler Wasserpflanzen nicht, trotz Wassergegenwart; hier sind es aber nachweislich von außen kommende chemische Reize, die zur Keimung führen.

Hat ein Same die zur Keimung nötigen äußeren und inneren Bedingungen gefunden, so treten an der aus ihm hervorgegangenen Pflanze mancherlei periodische Erscheinungen auf, die teils autonomer Natur sind, teils auch offenbare Beziehungen zur Außenwelt zeigen, z. B. wenn ihr Rhythmus ein *täglicher* oder ein *jährlicher* ist.

So kann man vielfach eine *tägliche* Periode des Längenwachstums konstatieren; eine solche erscheint begreiflich, wenn man bedenkt, daß gewisse äußere, das Wachstum stark beeinflussende Faktoren in regelmäßigem Wechsel die Pflanze treffen; wir konstatieren einen täglichen Wechsel in der Beleuchtung, der Wärme …er Luftfeuchtigkeit. Diese Faktoren wirken aber so ungleich- …d zum Teil gerade entgegengesetzt, daß man den Erfolg …neinsamen Einwirkung nicht im voraus übersehen kann. Und

selbst wenn wir die Luftfeuchtigkeit, deren Zunahme im allgemeinen das Wachstum fördert, ganz außer Betracht lassen und uns auf Licht und Wärme beschränken, so kann deren Wechsel doch einen ganz verschiedenen Erfolg haben; die Pflanze kann, kurz gesagt, am Tage oder bei Nacht schneller wachsen. Im Hochsommer wird z. B. eine hohe Tagestemperatur, die dem Maximum nahe liegt, im Verein mit dem Licht das Wachstum hemmen, und am Abend kann dann eine Wachstumssteigerung nicht nur durch die Verdunklung, sondern auch durch eine Abkühlung eintreten, die die Temperatur dem Optimum nähert. Umgekehrt wird im Frühjahr die starke nächtliche Abkühlung das Wachstum eventuell so einschränken, daß das Maximum des Zuwachses auf den Tag fällt; im letzten Fall kommt dieser Erfolg durch die höhere Temperatur, trotz der hemmenden Lichtwirkung, zustande.

Für die experimentelle Behandlung der Frage muß natürlich der Untersuchung der Einwirkung zweier Variabeln die einer einzigen voraus gehen. Versuche in dieser Richtung liegen von Sachs (1872) vor, der bei annähernd konstanter Temperatur und Luftfeuchtigkeit die Wirkung des reinen Beleuchtungswechsels studierte. Er fand, daß die Wachstumsgeschwindigkeit der Stengel am frühen Morgen nach Sonnenaufgang täglich ein Maximum erreicht, daß darauf die stündliche Verlängerung im Laufe des Tages bis zum Abend hin abnimmt, um mit eintretender Dunkelheit, oft schon vor Sonnenuntergang, wieder an Geschwindigkeit zuzunehmen; die Zunahme des Wachstums dauert dann bis nach Sonnenaufgang, wo wieder das Maximum erreicht ist. Dieser Gang des Wachstums schien leicht verständlich, wenn man annahm, die retardierende Lichtwirkung steigere sich im Laufe des Tages, und ebenso auch die Wirkung der Lichtentziehung während der Nacht. Diese Annahme entbehrt nun aber der experimentellen Begründung, und zudem kann das von Sachs gefundene Resultat keine allgemeine Gültigkeit beanspruchen. Godlewski (1889, 1890), der mit Phaseolusepikotylen experimentierte, fand bei diesen ganz andere Verhältnisse: das Wachstum war bei Tag größer als bei Nacht und das Maximum wurde am Abend zwischen 6 und 8 Uhr erreicht, das Minimum lag am frühen Morgen. Godlewski konnte ferner im Verlaufe seiner Studien feststellen, daß der Uebergang von der Dunkelheit zum Licht einen Reiz ausübt, infolgedessen eine plötzliche aber vorübergehende Wachstumsdepression stattfindet. Von dieser Wirkung des Lichtwechsels ist dann jedenfalls die Wirkung einer konstanten Beleuchtung oder Verdunklung zu unterscheiden. Beim Temperaturwechsel scheinen ähnliche Reizwirkungen im allgemeinen zu fehlen (True 1895); daß sie in besonderen Fällen aber doch vorkommen, werden wir in Vorlesung 38 erfahren.

Wenn wir also zurzeit schon die Wachstumsänderungen, wie sie sich unter dem Einfluß des einfachen Lichtwechsels vollziehen, nicht ganz verstehen können, so fällt es noch schwerer, die Nachwirkung der täglichen Periodizität, die von Sachs und Baranetzky (1879) bei konstanter Temperatur im Dunkeln wahrgenommen wurde, zu erklären. In bestimmten Fällen sahen diese Forscher die [illegible] wechsel ausgeführten Wachstumsschwankungen im Dunk[illegible] mit der gleichen Periodizität sich fortsetzen, und d[illegible] ursächlichen Zusammenhang zwischen beiden nicht

Erklärung für diese Nachwirkungen hat PFEFFER (1881) in folgender Weise gegeben. Er stützt sich auf gewisse Erscheinungen, die wir erst später besprechen können (Nyktitropismus, Vorl. 38), und nimmt an, daß nach einer einmaligen Beleuchtung nicht nur eine einfache Wachstumsdepression eintrete, sondern daß dieser Depression notwendig nach einer gewissen Zeit eine Beschleunigung folge; entsprechendes gilt für die Wirkung der Verdunklung. Wenn nun die Verdunklung gerade zu der Zeit einsetzt, wo schon durch die Beleuchtung die Wachstums*beschleunigung* erzielt wird, so summieren sich die Wirkungen des Einzelreizes mit der Nachwirkung, und wenn diese Summierung sich tagelang fortsetzt, so werden die Nachwirkungen immer mehr befestigt. Es fehlt aber im einzelnen noch der Nachweis, daß auf jede Reizwirkung eine doppelte Veränderung der Wachstumsgeschwindigkeit eintritt, und da, wo sie beobachtet ist, zeigt sich die zweite Aenderung nicht etwa genau nach 12 Stunden; das müßte aber der Fall sein, wenn in der Natur der neue Reiz mit der Nachwirkung des alten sich summieren sollte. Wir können somit nicht behaupten, daß die Erscheinungen der Periodizität des Längenwachstums auf periodischen Wechsel von Außenbedingungen und dessen Nachwirkung zurückgeführt sei.

Unter diesen Umständen ist es wichtig, darauf hinzuweisen, daß periodische Bewegungen, sogar solche mit täglichem Rhythmus, auch an Pflanzen auftreten, die unter ganz konstanten Bedingungen aufwachsen, bei denen von irgend einer Nachwirkung gar keine Rede sein kann. So hat schon BARANETZKY an im Dunkeln bei konstanter Temperatur austreibenden Rüben eine *tägliche* Periodizität wahrgenommen, die offenbar rein aus inneren Ursachen erfolgt und demnach auch nur zufällig eine 12-stündige Periode aufweist. GODLEWSKI fand auch bei im Dunkeln keimenden Bohnen zum Teil ganz regelmäßige Periodizität im Wachstum; freilich trat sie nicht immer auf und wurde bei einer bestimmten Samensorte ganz vermißt.

Unter den Erscheinungen der *jährlichen* Periodizität ist die Ruheperiode bei den Bäumen und Stauden von ganz besonderem Interesse. Betrachtet man diese Pflanzen in unserer einheimischen Flora, so bemerkt man leicht, daß die Ruhe bei ihnen im allgemeinen in die Wintermonate, die Tätigkeit in den Sommer fällt, und man könnte deshalb daran denken, ihre Periodizität als direkt durch äußere Umstände, besonders durch den jährlichen Gang der Temperatur, veranlaßt zu betrachten. Eine genauere Untersuchung zeigt jedoch, daß diese Vermutung nicht richtig sein kann, oder daß jedenfalls das Verhältnis zu der Außenwelt kein so einfaches ist.

Es gibt zweifellos Bäume und Sträucher, die unter günstigen äußeren Umständen kontinuierlich Laubblätter entfalten. Ein solches Verhalten werden wir vor allem in den Tropenländern erwarten dürfen, die in Feuchtigkeit und Temperatur keine nennenswerten Schwankungen aufweisen. In Buitenzorg hat VOLKENS (1903) bei Albizzia molukkana und Filicium decipiens kontinuierlich Blattbildung beobachtet. Wahrscheinlich verhält sich Ficus elastica geradeso (BERTHOLD 1904); doch kann dieser Baum bei ungünstigen äußeren Verhältnissen, z. B. wenn er bei uns im Zimmer kultiviert wird, eine winterliche [illegible] durchmachen. Allem Anschein nach treffen wir bei [illegible]n und manchen anderen Sträuchern auf dasselbe Ver[illegible]hren im Herbst mit der Blattbildung fort, wenn sie in

ein Warmhaus gestellt werden, im Freien aber erleiden sie aus äußeren Gründen einen Wachstumsstillstand. — Bei allen derartigen Pflanzen wird mit zunehmender Höhe der Sprosse die Versorgung der Gipfel mit Wasser und Nährsalz und die Zufuhr von organischer Substanz zu den Wurzeln immer schwieriger werden und aus derartigen inneren Ursachen kann ihr Wachstum kein unbegrenztes sein. Es ist aber anzunehmen, daß man einen Vegetationspunkt durch Jahrhunderte hindurch im Wachsen erhalten könnte, wenn man dafür sorgte, daß stets in einer gewissen Entfernung von ihm am Stamm sich neue Wurzeln bilden und daß diese in günstige Lebensbedingungen gelangen.

Die Mehrzahl der Bäume verhält sich aber auch in den Tropen ganz anders. Es wechseln in der Laubbildung Zeiten lebhafter Tätigkeit mit solchen äußerlicher Ruhe ab. Es werden in oft ganz wenigen Tagen Zweige aus dem Knospenzustand in Streckung übergeführt und dann werden neue Knospen an ihnen gebildet, die später ebenfalls wieder „stoßweise" entfaltet werden. Als Beispiel für dieses Verhalten sei zunächst Hevea brasiliensis angeführt. In dem immer warmen und feuchten Klima des brasilianischen Regenwaldes bei Para macht der junge Baum eine große Anzahl von Trieben im Laufe eines Jahres. Bei einem bestimmten Exemplar hat Huber (1898) am 10. Dezember 1896, am 20. Januar, 12. März, 25. April, 6. Juni 1897 jeweils den Beginn eines Triebes notiert, der zu seiner Entfaltung etwa 30 Tage brauchte, worauf dann eine Ruhezeit von ca. 10 Tagen folgte. Außer den fünf dem Datum nach angeführten Trieben machte die betreffende Pflanze noch 3 Sprosse im Laufe des Jahres 1897. Jeder Trieb beginnt mit kurzen Internodien, bildet dann längere, schließlich wieder kürzere; er trägt an der Basis Niederblätter, dann Laubblätter und am Ende hat er die von Schuppen umschlossene Knospe für den nächsten Trieb. Schon aus dem Umstande, daß verschiedene Exemplare der Hevea zu ganz verschiedenen Zeiten Triebe ausbilden, kann man schließen, daß äußere Faktoren den Knospenschluß und das Knospenöffnen nicht veranlassen. Diese Schlußfolgerung drängt sich uns noch mehr auf, wenn wir bei Schimper (1898) lesen, daß manche javanische Bäume, die auch mehrfach im Jahre Triebe ausbilden, sich an ihren einzelnen Zweigen verschieden verhalten. So findet man z. B. bei Amherstia nobilis an einem Baum zu gleicher Zeit Zweige mit ruhenden Endknospen und solche mit wachsenden Trieben in allen Stadien der Entwicklung. — Welches die inneren Ursachen des periodischen Treibens sind, wissen wir nicht sicher. Es ist wohl möglich, daß einfach durch Ernährungsverhältnisse oder auch durch Korrelationen die Periodizität bestimmt wird. Ob es aber möglich sein würde, einen derartigen Baum in der Weise zu dauernder Blattentfaltung zu zwingen, wie sie bei Albizzia oder bei Ficus erfolgt, das müssen wir dahingestellt sein lassen. Demnach können wir auch nicht entscheiden, ob eine gewisse Periodizität unabänderliche Eigenschaft des Plasmas ist, oder nicht.

Auch in unserer einheimischen Flora gibt es Bäume, die im Laufe des Sommers in der Knospe den ganzen nächstjährigen Trieb mit allen seinen Blättern, Knospen und eventuell auch Blüten anlegen, und die dann im nächsten Frühjahr oft in überraschend kurzer Zeit diese Anlagen entfalten (Eiche, Buche etc., vgl. Jost 1891, Küster 1898, Berthold 1904). Aehnlich wie bei Hevea sind auch hier die

Internodien, oft auch die Blätter durch gesetzmäßige Größendifferenzen ausgezeichnet, die schon in der Knospe angelegt sein können. Den Anlaß zum Beginn der Entwicklung im Frühjahr gibt hier zweifellos die Temperatur und dem entsprechend kann man wenigstens von Dezember ab durch Erhöhung der Temperatur diese Entfaltung bei den meisten Bäumen künstlich herbeiführen. Dagegen kann das Aufhören der Triebbildung, das eventuell schon im Mai eintritt, unmöglich von äußeren Faktoren abhängen. Zunächst wird es ja einfach an den nötigen Blattanlagen fehlen, die austreiben könnten. Später im Sommer sind diese aber vorhanden und können sich auch unter verschiedenen Umständen entfalten; entweder aus unbekannten Gründen, beim zweiten Trieb, dem sog. Johannistrieb, der bei vielen Bäumen, z. B. der Eiche, eine sehr häufige Erscheinung ist, oder aber infolge von erkennbaren und experimentell beherrschbaren Umständen. Wenn man den Sproß im Frühsommer entblättert (Goebel 1880), oder wenn man ihn im Dunkeln austreiben läßt (Jost 1893), also die Funktion der Blätter in anderer Weise stört, dann tritt eine zweite Triebbildung mit großer Regelmäßigkeit ein. Es bestehen also offenbar Korrelationen zwischen den Blättern und den Knospen der Art, daß voll funktionierende Blätter die Knospen am Treiben hemmen. Es mag sein, daß in manchen Fällen ein Wasserentzug durch die Blätter (Wiesner 1889) oder ein Nährsalzentzug (Berthold 1904) die Knospe am Wachsen hemmt, exakt nachgewiesen ist aber diese Art der Korrelation nicht. Im Extrem kann die Hemmung soweit gehen, daß die Triebspitze ganz zugrunde geht (Linde). — Bei diesen stoßweise entfaltenden einheimischen Bäumen ist dieselbe Frage zu lösen, wie bei den tropischen. Wir sehen, ihre Periodizität ist keine unabänderliche, wir wissen aber nicht, ob es möglich sein wird, sie ganz kontinuierlich wachsen zu lassen. Letzteres ist aber wohl denkbar, da bei manchen Bäumen, wie beim Ahorn oder bei Forsythia, alle Uebergänge zwischen stoßweise entfaltenden und den ganzen Sommer über andauernd wachsenden Sprossen zu beobachten sind.

Der Unterschied zwischen unseren stoßweise entfaltenden Bäumen und denen der Tropen liegt darin, daß das Austreiben bei uns in der Regel nur einmal im Jahr, im Frühjahr stattfindet. Es gibt freilich Ausnahmen, von denen wir den Johannistrieb schon genannt haben. Wir müssen hinzufügen, daß manche Bäume (besonders Aesculus) auch im Herbst noch einen zweiten Trieb machen, wenn sie durch ungünstige Witterung (namentlich Trockenheit) vorzeitig ihre Blätter verloren haben. Im allgemeinen aber kann man durch äußere Einflüsse den größten Teil des Sommers hindurch die Knospe nicht zur Entfaltung veranlassen, insbesondere hilft später im Sommer auch die Entblätterung, die im Frühsommer zum Austreiben führt, nicht mehr. Die Knospen verharren in einem Ruhezustand, der in der Natur erst im nächsten Frühjahr endet. Künstlich kann man ihn — wie bemerkt — durch Erhöhung der Temperatur etwa vom Dezember ab aufheben („Frühtreiben"; „Treiben)". Sucht man aber um die Zeit vom Juli bis Oktober durch Temperaturerhöhung zu „treiben", so hat das keinerlei Erfolg. Auf andere Weise kann man aber diese Ruheperiode zwar nicht aufheben, aber doch verkürzen, wenn man die Knospen mit Aether behandelt (Johannsen 1900). Pflanzen, die nahe dem Beginn oder nahe dem Ende der Ruhe sind,

können durch eine 2mal 24 Stunden dauernde Einwirkung von Aetherdampf zum Treiben veranlaßt werden. Es ist möglich, daß die Aetherwirkung eine anästhesierende ist, d. h. daß durch den Aether gewisse Funktionen in der Pflanze aufgehoben werden, die auf eine Wachstumshemmung in den Knospen hinarbeiten. Viel wahrscheinlicher will es uns aber erscheinen, daß es sich gar nicht um eine spezifische Wirkung des Aethers handelt, daß vielmehr auch andere Gifte noch zu ähnlichen Zwecken Verwendung finden könnten; es läge dann eine Reizwirkung vor, die uns auch sonst schon bei Giften unterhalb ihrer tödlichen Konzentration entgegen getreten ist. Außer durch Aether hat neuerdings HOWARD (1906) eine Abkürzung der Ruheperiode auch durch Frostwirkung und Verdunklung von Knospen erzielt.

Auch nach Anwendung solcher Reize bleibt aber bei vielen Pflanzen in einer bestimmten Zeit der Ruhezustand unüberwindlich — und das ist um so merkwürdiger, als die gleiche Knospe, die in dieser Zeit nicht zum Treiben zu bringen ist, vorher zur Entwicklung zu zwingen ist — wie wir sahen, z. B. durch Entfernen der Laubblätter. Es muß also eine Veränderung im Innern der Knospe vorgehen, die eine Wachstumshemmung zur Folge hat, und die allmählich wieder verschwindet. Ueber die Natur dieser Veränderung wissen wir nichts Sicheres, wir können nur vermuten, daß sie im Protoplasma selbst ihren Sitz hat. Als einen Ausdruck dieser Aenderung im Protoplasma können wir vielleicht auch die Verwandlung der Stärke in Zucker und in andere Stoffe auffassen, die sich im Herbst vollzieht (vgl. S. 201). Jedenfalls ist auffallend, daß man erst zur Zeit des Stärkeminimums mit Erfolg treiben kann.

Schon diese Lösung der Stärke im Winter, auf die späterhin eine Wiederbildung folgt, zeigt uns auf das deutlichste, daß die „Ruhe“ des Baumes nur eine äußere ist. Andere Erfahrungen lehren das gleiche. Zunächst läßt sich einmal zeigen, daß die Atmung in relativ hoher Intensität auch im Winter unterhalten wird bezw. eintritt, wenn die Temperatur genügend hoch ist (SIMON 1906). Außerdem lassen sich aber auch namentlich durch Verwundung Wachstumsvorgänge zur Ruhezeit erzwingen (JOST 1893, SIMON 1906), so Korkbildung, Callusbildung, Wurzelwachstum und sogar Knospenwachstum. Die mehrjährigen Knospen lassen sich nämlich im Gegensatz zu den einjährigen, vielfach im Herbst zur Entfaltung bringen, sie widerstehen dem künstlichen Treiben nicht so stark wie diese. Aber auch unter völlig natürlichen Verhältnissen sind die Knospen — und zwar gerade die Hauptknospen — während des Winters im Wachstum begriffen, wie ASKENASY (1877) für die Kirsche bewiesen hat. Dieses Wachstum ist aber ein embryonales und wir wissen nicht, warum es sich zu gewisser Zeit leicht, zu anderer gar nicht in Streckungswachstum überführen läßt. So unklar uns demnach die Entwicklungsunfähigkeit der Hauptknospen rein physiologisch erscheint, so einleuchtend ist ihre biologische Bedeutung. Der Baum wird durch diese starke Befestigung der Ruheperiode unabhängig von kleinen Witterungsschwankungen im Winter und wird vor einem vorzeitigen Austreiben bewahrt.

Blicken wir zurück, so sehen wir, daß die Periodizität in der Blattbildung der Bäume in erster Linie von inneren Ursachen bedingt wird, daß sie sich aber dann in Ländern, in denen nicht das ganze Jahr hindurch Pflanzenwachstum möglich ist, mit der Periodizität

der Jahreszeiten in Beziehung gesetzt hat. Die periodischen Erscheinungen der Pflanzen können aber durch Akkomodation an eine andere Verteilung der Jahreszeiten verlegt werden, wenn auch nicht bei allen Pflanzen gleich leicht und gut. Insbesondere dürfte die Verlegung des Treibens auf eine andere Jahreszeit dann am leichtesten gelingen, wenn man durch Eisbehandlung eine Entwicklungsverspätung herbeiführt, wie das im großen mit Flieder oder Maiblümchen geschieht. Gelangen aber die Pflanzen unseres Klimas in Tropengebiete, die dauernd günstige Wachstumsbedingungen bieten, so bleibt eine Periodizität erhalten, diese hat aber keine Beziehung mehr zur Außenwelt. Magnolia yulan wies z. B. nach SCHIMPER (1898, 266) im Dezember und Januar im Berggarten Tjibodas bei Buitenzorg folgendes Bild auf: „einzelne entlaubte Zweige mit Blatt- und teilweise Blütenknospen; andere mit jungen Blättern und offenen Blüten; andere mit ausgewachsenen lederartig steifen Blättern und vertrockneten Blüten; andere mit einzelnen herbstlich verfärbten, bei Berührung leicht abfallenden Blättern."

Wenn wir nun andere periodische Erscheinungen bei Bäumen ins Auge fassen, so stoßen wir zunächst auf das Wurzelwachstum. Bei den bestehenden Schwierigkeiten der Untersuchung ist es begreiflich, daß die Frage nach dem Wurzelwachstum noch wenig gelöst ist, und daß die Autoren (RESA 1877, WIELER 1893, BÜSGEN 1901, HÄMMERLE 1901, A. ENGLER 1903) in ihren Beobachtungen zu voller Uebereinstimmung nicht gelangt sind. So viel aber steht fest: viele Wurzeln beginnen schon im März mit dem Wachstum und setzen es bis in den November oder Dezember fort; im Hochsommer mag es dabei vielfach zu einer starken Retardation aber kaum zu einer völligen Unterdrückung des Wachstums kommen. Experimentelle Untersuchungen, insbesondere über den Einfluß der Außenbedingungen (Wärme, Feuchtigkeit), fehlen noch völlig, wären aber zur Beurteilung der Periodizität der Wurzel durchaus nötig. Aller Wahrscheinlichkeit nach ist diese sehr viel mehr als die der Knospen von äußeren Faktoren abhängig.

Auch unter den Stauden findet sich vielfach eine ausgesprochene Periodizität. Manche stimmen in Bezug auf die Entwicklung ihrer Laubtriebe mit den Bäumen überein. Eine Sonderstellung aber nehmen unsere Frühjahrspflanzen ein, bei denen anscheinend die Ruheperiode in die trockene Jahreszeit, den eigentlichen Sommer, verlegt ist. Der Beginn der neuen Wachstumsperiode fällt bei diesen Pflanzen allgemein in den Herbst und äußert sich zunächst in der Entwicklung neuer Wurzeln; auch die Knospen fangen schon im Oktober und November an zu treiben, gelangen aber freilich noch nicht über den Boden. Durch die Winterkälte wird dann die Weiterentwicklung verzögert, wohl auch zeitweise ganz sistiert; diese Ruhe ist aber eine aufgezwungene, und durch Anwendung höherer Temperatur lassen sich alle diese Pflanzen im Winter leicht „treiben". In der freien Natur erfolgt die definitive Ausbildung der Blüten und Laubsprosse im ersten Frühjahr, je nach Spezies im Februar bis Mai; frühzeitig im Sommer erfolgt aber auch das Abdürren der Blätter, so daß im Hochsommer die Pflanze auf ihre unterirdischen Teile beschränkt ist.

Bei genauerer Betrachtung sind nun aber die Unterschiede, die zwischen den Frühjahrsstauden und den Bäumen bestehen, keine sehr

Der normale Laubtrieb unserer Bäume pflegt auf eine größere oder geringere Anzahl von Laubblättern Niederblätter auszubilden, unter deren Schutz der nächstjährige Trieb in der Endknospe ausgebildet wird. Auch in der Achsel der Blätter bilden sich solche Knospen aus, die ebenfalls mit Niederblättern beginnen. Die Niederblätter haben eine ganz andere Funktion als die Laubblätter, und dementsprechend finden wir eine andere Gestalt und eine andere Struktur. Es fehlt ihnen die große chlorophyllhaltige, von Gefäßbündeln durchzogene, dem Licht exponierte Fläche; sie sind klein, derb und dicht aufeinander gepreßt. In ihrer ersten Anlage aber unterscheiden sie sich, wie GOEBEL (1880) nachgewiesen hat, in keiner Weise von den Laubblättern (Fig. 111), und sie zeigen wie diese eine Differenzierung im Blattgrund (*G*) und Oberblatt (*L*). Während dann beim Laubblatt besonders das Oberblatt zu mächtiger Entfaltung kommt, wird dieses bei den „Knospenschuppen“ meist gar nicht entwickelt; dafür wird aber der Blattgrund weiter und anders ausgebildet als dort. Entfernt man nun zeitig im Frühjahr die Laubblätter an einem treibenden Sproß, so gestalten sich die Blattorgane, die im normalen Entwicklungsgang zu Niederblättern geworden wären, als Laubblätter aus. Dabei werden die untersten derselben von dem Anstoß zur Laubblattbildung getroffen, wenn sie schon mehr oder minder weit in der Niederblattbildung fortgeschritten sind, es entstehen aus ihnen also Uebergänge zwischen Laub- und Niederblättern. Weiter oben aber werden ganz normale Laubblätter entwickelt. Aus dem Erfolg dieses Versuches wird man schließen dürfen, daß auch für gewöhnlich die Niederblätter unter dem Einfluß der Laubblätter entstehen, daß die Tätigkeit einer gewissen Menge von Laubblättern zur Bildung von Niederblättern drängt. Aehnlich steht es mit den Hochblättern. Die einfachste Form derselben treffen wir bei gewissen Farnen, z. B. Blechnum und Struthiopteris. Die Hochblätter sind hier Laubblätter, die durch die Ausbildung von Fortpflanzungsorganen (Sporangien)

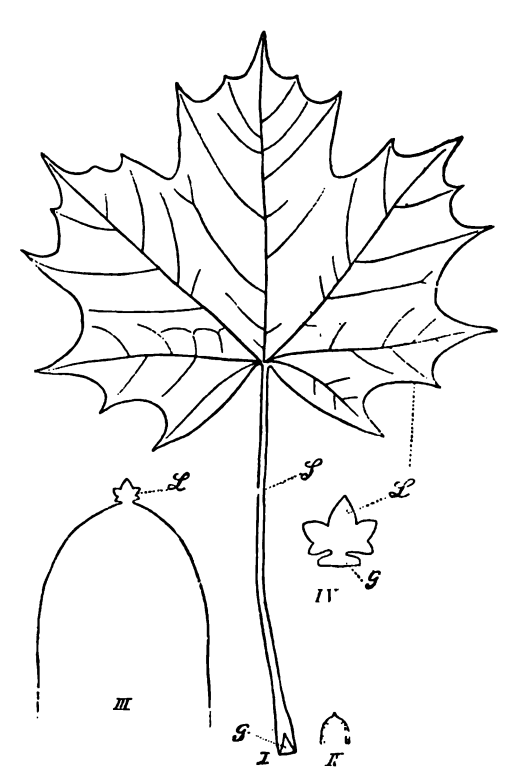


Fig. 111. Acer platanoides. *I* Laubblatt (verkleinert). *II* Knospenschuppe. *III* Junge Knospenschuppe (vergr.). *IV* Junges Laubblatt (vergr. u. schemat.). *G* Blattgrund, *S* Stiel, *L* Spreite. Aus GOEBEL, Organographie.

eine andere Funktion und ein anderes Aussehen erhalten haben. Während bei vielen Farnen diese Sporangien an gewöhnlichen Laubblättern auftreten, die ihre Assimilationsfunktion beibehalten, ist bei den genannten eine Arbeitsteilung eingetreten, die betreffenden Organe widmen sich nur der Sporangienproduktion und ihr Assimilationsparenchym verkümmert. GOEBEL hat nun gezeigt, daß man durch Abschneiden der Laubblätter bei Struthiopteris die später erscheinenden Hochblätter (Sporophylle) in gewöhnliche Laubblätter verwandeln kann, die keine Sporangien tragen.

Den Sporophyllen der Farne entsprechen bei den höheren Pflanzen die Staubblätter und die Fruchtblätter, die ebenfalls durch den Besitz von Sporangien ausgezeichnet sind; außerdem bezeichnet man hier noch die den Uebergang zwischen Laubblättern und den wichtigsten Blütenorganen vermittelnden Blätter als Hochblätter. Es sind nun zahlreiche Beobachtungen und auch Experimente gemacht worden, die zeigen, daß auch Hochblätter durch unbekannte Einflüsse oder durch im einzelnen nicht erforschte Beeinflussung von Tieren (PEYRITSCH 1882) zu laubblattartigen Gebilden umgewandelt werden können, selbst dann, wenn sie schon durch Stellung und Ausbildung auf das deutlichste als Blütenteile determiniert erscheinen. Es sind also, so müssen wir schließen, bei der normalen pflanzlichen Entwicklung innere, aber durchaus nicht unabänderliche Ursachen, die eine periodische Veränderung, die sog. „Metamorphose“ der Blätter bewirken.

Diese Ursachen sind uns im einzelnen noch ganz unbekannt. Eine Hypothese zu ihrer Aufhellung hat aber SACHS (1880/81) aufgestellt. Nach ihm werden im Laubblatt neben den früher besprochenen Assimilaten auch spezifische „organbildende Stoffe“ erzeugt, die vom Blatt auswandernd überall da, wo sie sich in einer gewissen Menge ansammeln, die Entstehung eines bestimmten Organs veranlassen sollen. So würde also durch „blütenbildende“ Stoffe die Blüte, durch „wurzelbildende“ die Wurzel aus einer ohne solche Beeinflussung sich nicht spezifisch gestaltenden Menge von plastischen Stoffen. Diese Hypothese ist ganz bequem zur Erklärung von Anomalien und Regenerationserscheinungen, und dieser Umstand hat ihr einigen Beifall gebracht. Bei näherer Betrachtung zeigt sich aber, daß sie die Schwierigkeiten nicht hebt, sondern nur an einen anderen Ort verlegt. Frägt man, was diese spezifisch organbildenden Stoffe eigentlich sind, warum sie sich an bestimmten Orten anhäufen, und wie ihre morphogene Wirkung zustande kommt, so muß auf alle diese Fragen die Antwort lauten: das wissen wir nicht; damit ist dann auch gesagt, daß die SACHSsche Hypothese nur eine Umschreibung der Tatsachen darstellt, die zudem nicht einmal richtig sein dürfte [1]). Denn nach unserer Ansicht sind die spezifisch organbildenden Stoffe überhaupt nicht wanderungsfähig, sie bestehen aus dem Protoplasma, das an den Orten bleibt, wo es ist. Wir müssen aber annehmen, daß das Protoplasma jeder jugendlichen Zelle die Fähigkeit hat, die allerverschiedensten Organe aufzubauen. Daß es das eine oder das andere Organ tatsächlich herstellt, dazu bedarf es einer bestimmten, uns unbekannten Auslösung, nicht aber erst des „organbildenden“ Stoffes.

1) Kritische Bemerkungen über diese Hypothese findet man z. B. bei VÖCHTING (1899), PFEFFER (Phys. 2, 234), KLEBS (1903). Vgl. auch GOEBEL (1905).

Der äußeren „Metamorphose“ des Sprosses parallel verläuft in den Zweigen, Stämmen und Wurzeln eine andere „Metamorphose“, deren Sitz nicht der apikale Vegetationspunkt, sondern der interkalare „Vegetationspunkt“, das Cambium ist. Wie bekannt, produziert dieses Cambium nach innen und nach außen verschiedene Gewebe, die als sekundäres Holz und als sekundärer Bast bezeichnet werden. Die Ausbildung des Holzes erfolgt in der Weise, daß im Laufe der Tätigkeit des Cambiums während einer Vegetationsperiode nicht immer gleichartige Elemente hergestellt werden, sondern beim Beginn des Dickenzuwachses im Frühjahr andere, als im Hochsommer. Man bezeichnet die Produkte als Frühjahrs- und Herbstholz (Lit. bei Wieler 1891, 1892, 1897; Jost 1891, 1893; Ursprung 1904). Das Frühjahrsholz geht meist allmählich in das Herbstholz über; dagegen ist der Uebergang vom Herbstholz zum Frühjahrsholz ein plötzlicher, und deshalb heben sich die verschiedenen Jahresringe, d. h. die einzelnen Jahreszuwachse, oft schon mit bloßem Auge sichtbar voneinander ab. Die Differenz zwischen Frühjahrs- und Herbstholz liegt in den einfachsten Fällen, bei den Coniferen, nur darin, daß im Laufe des Sommers der radiale Durchmesser der Tracheiden sich verkürzt und die Wand sich verdickt. Diese einfache Sachlage hat nun schon lange dazu herausgefordert, eine Erklärung der Jahresringbildung zu geben. Bald sollten rein mechanische Faktoren, wie der Druck der Rinde, bald Ernährungseinflüsse die gesuchte Ursache abgeben. An eine wesentliche Beteiligung des Rindendruckes an der Jahresringbildung glaubt wohl niemand mehr, dagegen ist nicht zu leugnen, daß durch verschiedene Ernährung Zellen verschieden ausfallen können; solange wir aber über diese Ernährungserfolge keine experimentellen Daten an einfacheren Objekten gewonnen haben, werden Deutungen beim sekundären Dickenwachstum immer unsicher bleiben. Sie versagen außerdem vollkommen, wenn wir den Jahresring der Dikotylen ins Auge fassen, wo neben den quantitativen Differenzen auch qualitative Unterschiede zwischen Herbst- und Frühjahrsholz vorkommen, so z. B. ein reichlicheres oder ausschließliches Auftreten von großen Gefäßen im Frühjahr. Für solche spezifische Bildungen kann man natürlich kein Plus oder Minus an Ernährung verantwortlich machen, und so hat sich an dieses eigentliche Problem der Jahresringbildung noch keine Theorie mit Erfolg gewagt. Wir müssen die Periodizität, die sich im Jahresring ausspricht, ebenso als innere Periodizität hinnehmen, wie wir die jährliche Rhythmik im Längenwachstum als eine autonome bezeichnet haben. So wie aber dort unter Umständen, gegen die Regel, ein zweiter Trieb im Jahre zur Beobachtung kommt oder experimentell erzielt werden kann, so ist es auch beim Dickenwachstum: bei den im Herbst zum zweitenmal treibenden Roßkastanien z. B. läßt sich ein deutlicher zweiter Jahresring nachweisen. Wenn freilich der zweite Trieb einsetzt noch ehe eine Herbstholzbildung eingetreten war, dann wird man keinen zweiten Jahresring erwarten (Eiche; Johannistrieb). Die „Beziehungen“, die nach dem Mitgeteilten zwischen Jahresring und Jahrestrieb bestehen, brauchen aber nicht, wie früher vermutet wurde (Jost 1891), „Korrelationen“ zu sein, derart, daß die Blattbildung direkt auf Frühjahrsholzbildung hinarbeitet, es können auch beide Erscheinungen auf gemeinsamen Ursachen beruhen, Ursachen, die bewirken, daß nach einer gewissen Ruheperiode ein neuer Trieb mit Laubblättern, eine neue Holzzone

Zentrum geht das Holz in Kernholz über, wobei die letzten lebenden Elemente absterben. Nur die Vegetationspunkte, die apikalen und die interkalaren, sowie ihre jüngsten Derivate sind an einem älteren Baum noch am Leben. So sehen wir also, daß jede Zelle, die ihren embryonalen Charakter verloren hat, nach kürzerer oder längerer Frist dem Tode verfällt, wenn sie nicht durch Einflüsse, von denen in Vorl. 26 die Rede war, von neuem embryonal wird. Ob aber eine Zelle embryonal bleibt oder wird, hängt von den Beziehungen zum Ganzen und zu den Teilen ab, der Organismus sorgt ebenso für das Erhaltenbleiben gewisser Zellen, wie für das Absterben anderer. Freilich nicht jeder Organismus; wo die Differenzierung in embryonale und somatische Zellen fehlt, wie bei den einzelligen, da werden keine Zellen von innen heraus zum Tode verurteilt, da bleiben alle am Leben, solange sie nicht durch äußere Zufälligkeiten zugrunde gehen. An diese Konstatierung werden wir in der nächsten Vorlesung anzuknüpfen haben. Für heute wollen wir nur noch bemerken, daß die Befähigung zum Leben den embryonalen Zellen nur dann erhalten bleibt, wenn sie tätig sein, wenn sie wachsen und sich teilen können; zur Untätigkeit verurteilt, sterben alle nach kürzerer oder längerer Zeit ab. Daß in den Samen und ähnlichen Gebilden das untätige Protoplasma lange, aber nicht unbegrenzt entwicklungsfähig bleibt, haben wir schon besprochen; sehr viel schneller aber gehen aktive Vegetationspunkte zugrunde, wenn sie am Wachsen verhindert werden; Wurzelspitzen z. B., die im Gipsverband sich befanden, waren in Versuchen Pfeffers (1893, 356) nach 10 Wochen abgestorben.

Vorlesung 28.

Die Periodizität in der Entwicklung II.

Es ist schon in der vorigen Vorlesung gelegentlich auf die Hochblätter bei Farnen und Phanerogamen hingewiesen worden, die in periodischer Abwechslung mit Laubblättern gebildet werden. Den Sinn ihrer von den Laubblättern abweichenden Gestalt und Struktur erblickten wir in dem Umstand, daß sie andere Funktionen auszuüben haben als die Laubblätter. Ihre Aufgabe ist die Erzeugung der Sporangien, diese aber sind Organe der Fortpflanzung. Was veranlaßt nun den Organismus, auf einmal in seiner bisherigen Produktion von Vegetationsorganen eine Aenderung eintreten zu lassen, was sind die Gründe für das Auftreten der Fortpflanzungsorgane? Diese entwicklungsphysiologische Frage soll das Thema für heute abgeben. Zunächst stellen wir fest, was eigentlich „Fortpflanzung“ ist.

Der Begriff der Fortpflanzung hat sich offenbar im Hinblick auf die höchststehenden Pflanzen und vor allem die Tiere entwickelt. Bei den Tieren pflanzt sich das einzelne Individuum fort, indem es neuen Individuen Entstehung gibt. Da nun aber der Begriff des Individuums nicht auf die Pflanze übertragen werden kann, so läßt

[illegible]

[illegible]

[illegible]

it Hilfe von kleinen Wimpern, die auf der Oberfläche des jetzt
uteten Protoplasmas entstanden sind. Bildung und Bewegung
Schwärmsporen findet nur im Wasser statt. Nach einiger Zeit
die Spore zur Ruhe, setzt sich am Substrat fest und keimt
m neuen, später verzweigten Faden aus, der sowohl im Wasser
feuchter Luft gedeihen kann. Bei der anderen Art der Fort-
ng treten zweierlei Organe auf, die als Oogonien und An-
en bezeichnet
. Die Form
Gebilde ist
g. 112 *E* zu
en. Beide
n sich durch
wände von
origen Thal-
und beide
sich später
rer Spitze.
nur aus den
ridien tritt
alt aus, nach-
r zuvor in
che kleine,
e Sperma-
len zerfallen
auf das Oo-
zueilen und
sen Oeffnung
gen. Eines
Spermato-
verschmilzt
mit dem in-
nen kontra-
Protoplas-
es Oogons,
. Daraufhin
t dann das
neue derbe
an aus und
so zur Oo-
. Diese keimt
nach einer
eit zu einem
tiven Vauche-
auch aus.

Fig. 112. Vaucheria repens, aus KLEBS (1903). *A* Sporangium, *B* Austreten der Schwärmspore, *C* Schwärmspore, *D* deren Keimung, Bildung eines neuen Sporangiums, *E* Geschlechtsorgane (links Antheridium, rechts Oospore), *F* rechts Schwärmspore, aus der ein Schlauch hervorgegangen ist, der sofort Geschlechtsorgane produziert.

ne ganz ähnliche Form der Fortpflanzung findet sich auch bei
en Pilzen aus der Gattung Saprolegnia. Auch hier haben
nen einzelligen und verzweigten Vegetationskörper, doch ist er
phyllfrei. Saprolegnia findet sich in der Natur gewöhnlich auf
Insekten, die ins Wasser gefallen sind, und der Thallus durch-
t zunächst den Insektenleib. Nach einiger Zeit wächst er aber
aus diesem heraus und bildet allseits von diesem ausgehende
en. Das Ende dieser Ausstrahlungen wird dann in der Regel

durch eine Querwand abgegliedert und bildet — im Gegensatz zu Vaucheria — nicht eine Schwärmspore, sondern es zerfällt in viele Schwärmsporen, die dann austreten und sich bewegen. Später treten dann auch Oogonien und Antheridien auf, deren Bau wir nicht schildern wollen (vgl. Fig. 113). Wir erwähnen nur, daß mehrere Eier in einem Oogonium entstehen, deren jedes eine Oospore bildet;

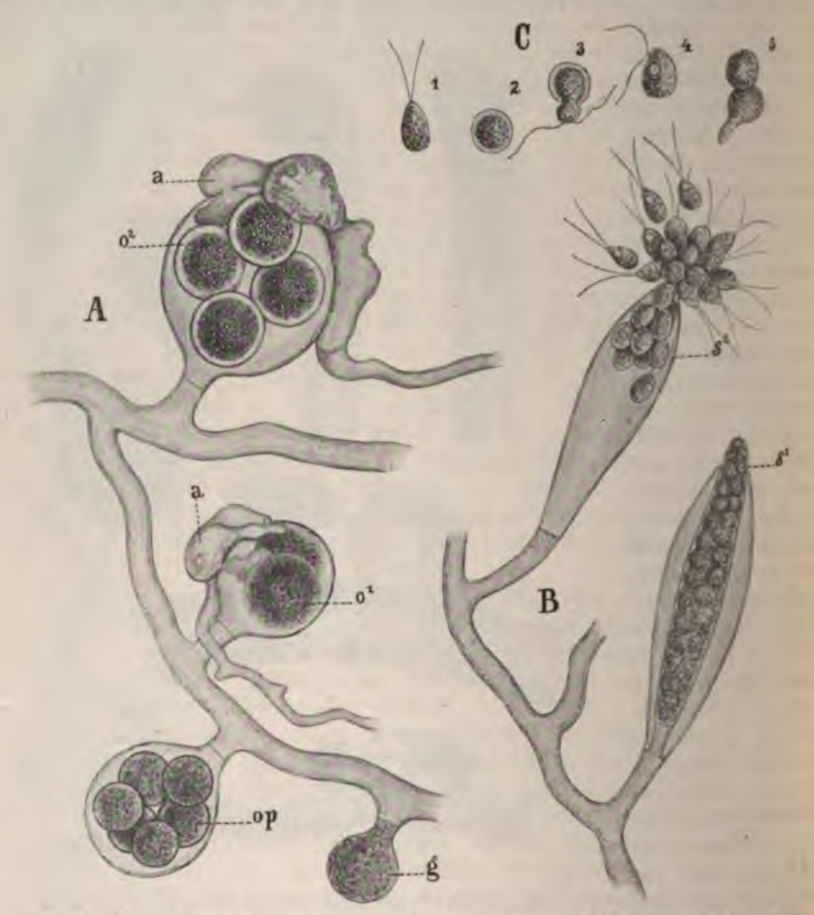


Fig. 113. Saprolegnia mixta aus KLEBS (1903). *A* Faden mit Geschlechtsorganen, *a* Antheridien (*op* parthenogenetische Oospore), o^1 Ei, o^2 Oospore, *g* junges Oogon. *B* Faden mit Sporangien, s^1 Sporangium, das ein älteres Sporangium durchwachsen hat, s^2 Austritt der Schwärmer. *C* Schwärmspore, bei *2* zur Ruhe gekommen, *3—4* Bildung der zweiten Zoospore, *5* deren Fadenkeimung.

letztere entsteht wenigstens in gewissen typischen Fällen erst nach Verschmelzung mit dem Inhalt der Antheridien. Daß die Eier bei manchen Formen auch direkt keimungsfähig sein können, interessiert uns an dieser Stelle weniger.

So wie bei diesen beiden Beispielen, so hat man noch bei zahllosen anderen Algen und Pilzen zweierlei Fortpflanzung entdeckt: geschlechtliche, durch befruchtete Eier, ungeschlechtliche durch Schwärmsporen. Ja es ist keine Seltenheit, daß bei einer be-

stimmten Spezies mehrere Arten von Fortpflanzungsorganen auftreten können, die alle der ungeschlechtlichen oder „vegetativen“ Vermehrung dienen.

Fragen wir nun nach den Ursachen, welche die Fortpflanzung überhaupt und die verschiedenen Fortpflanzungsarten im speziellen bei diesen Algen bedingen! Vor nicht allzu langer Zeit hatte man geglaubt, daß diese Ursachen im wesentlichen innere seien, und daß bei den niederen gerade wie bei den höheren Pflanzen, ungeschlechtliche und geschlechtliche Fortpflanzung in regelmäßigem Turnus miteinander abwechselten. Man nahm an, die Fortpflanzung sei ein notwendiges Produkt der inneren Entwicklung, trete also ein, wenn die Pflanze eine gewisse Größe oder ein gewisses Alter erreicht habe. Insbesondere bei Saprolegnia folgen unter den gewöhnlichen Umständen, die in der Natur gegeben sind, vegetatives Wachstum, Schwärmsporenbildung und dann geschlechtliche Fortpflanzung mit solcher Gesetzmäßigkeit aufeinander, daß man wohl zu der Ansicht kommen konnte, es sei dieser „Entwicklungsgang“ ein unabänderlicher. Wir haben es in erster Linie den jahrelangen Bemühungen von G. Klebs (1889; Zusammenfassungen 1896 und 1904) zu verdanken, daß unsere Einsicht heute eine bessere und tiefere ist. Das Hauptresultat dieser Forschungen läßt sich kurz dahin zusammenfassen, daß die „normale“ Entwicklung der Algen und Pilze nur eine von vielen Möglichkeiten vorstellt und daß man vielfach mit der Sicherheit eines chemisch-physikalischen Experimentes eine ganz bestimmte Veränderung des Entwicklungsganges herbeiführen kann, wenn man die Kulturbedingungen ändert. Aeußere Faktoren also bestimmen, welche von den verschiedenen durch die Natur des Organismus gegebenen Entwicklungsmöglichkeiten eintreten. Auch der normale Entwicklungsgang ist durch äußere Umstände bedingt; solange diese sich nicht ändern, fährt der Organismus fort, in seiner bisherigen Weise sich zu gestalten.

Den „Entwicklungsgang“ von Saprolegnia mixta hat Klebs in folgender Weise verändert (vgl. 1903, S. 41):

1) Das Mycel wächst jahrelang rein vegetativ weiter, wenn stets für frische, gute Nährstoffe gesorgt wird.

2) Ein derartig gut ernährtes Mycel geht bei Uebertragung in reines Wasser rasch und vollständig in der Bildung von Sporangien auf.

3) In Lösungen von Leucin (0,1 Proz.) und Hämoglobin (0,1 Proz.) erfolgt zuerst kräftiges Wachstum, dann Bildung von Geschlechtsorganen. Schwärmsporen werden nicht gebildet; diese treten aber auf, und zwar nach den Geschlechtsorganen, wenn man verdünnteres Hämoglobin (0,01 Proz.) verwendet.

Entsprechende Versuche bei Vaucheria repens ergaben:

1) Ununterbrochenes vegetatives Wachstum: in frischen anorganischen Nährlösungen bei hellem Licht; in selten gewechselten Nährlösungen selbst bei schwachem Licht.

2) Fortgesetzte Zoosporenbildung bis zu völliger Erschöpfung des Thallus: bei Ueberführung in Dunkelheit nach zuvoriger guter Ernährung am Licht in Wasser.

3) Regelmäßige Abwechslung von Wachstum und Zoosporenbildung: im Wasser bei Abwechslung von Licht und Dunkelheit.

4) Wachstum und fortgehende Oosporenbildung: bei Kultur auf feuchtem Boden am Licht.

5) Wachstum, dann Schwärmsporen- später Oosporenbildung: zuerst in Nährlösung, dann in Wasser bei hellem Licht.

6) Wachstum, dann Oosporen-, später Schwärmsporenbildung: zuerst auf feuchtem Boden, dann in Wasser oder verdünnter Nährlösung.

Aus diesen Versuchen ergibt sich, daß auch in der Natur ein vom typischen abweichender Entwicklungsgang eintreten muß, wenn die Veränderungen der Außenwelt entsprechende sind. Das läßt sich in der Tat beobachten.

In ähnlicher Weise wie die bei den angeführten Thallophyten, hat KLEBS zum Teil im Verein mit seinen Schülern eine große Anzahl von Algen und Pilzen untersucht. Das Hauptresultat war überall das gleiche: es gibt keinen bestimmten, notwendigen Entwicklungsgang. Ueberall kann man durch passende Eingriffe Wachstum oder Fortpflanzung erzwingen. Im einzelnen sind freilich die nötigen Eingriffe äußerst verschieden, und wenn wir alle von KLEBS studierten Organismen zusammenfassend betrachten, so kann man nur sagen, daß durch Veränderungen (Zunahme oder Abnahme) der allgemeinen Lebensbedingungen (Temperatur, Licht, Feuchtigkeit, Sauerstoff, organische oder anorganische Nährstoffe) der Grund zum Auftreten von Fortpflanzungsorganen an Stelle des vorhergehenden Wachstums gegeben ist. Es tritt also nicht etwa ein vorher gänzlich fehlender Reiz auf, der einen derartigen Erfolg hätte, sondern es genügen quantitative Veränderungen der schon bestehenden Reize (KLEBS 1904, S. 487).

Ehe wir der Frage näher zu treten suchen, wie wohl die Außenwelt eigentlich wirkt, wollen wir noch an einem Einzelbeispiel die verschiedenen Eingriffe kennen lernen, durch die ein und derselbe Prozeß bei einer bestimmten Spezies zustande kommen kann. Wir wählen die Schwärmsporenbildung von Vaucheria repens. KLEBS (1904, 497) sah sie unter folgenden Bedingungen auftreten:

1) Beim Uebergang der Fäden aus konzentrierterer in verdünntere Nährlösung oder in Wasser,
2) bei Uebertragung der Fäden aus Luft in Wasser,
3) nach Uebertragung aus fließendem in stehendes Wasser,
4) nach Lichtverminderung, am besten nach völliger Verdunklung,
5) nach Verminderung der Temperatur bis nahe zum Minimum.
6) nach Steigerung des Salzgehaltes bis nahe zum Maximum.

Der gleiche Endeffekt erfolgt aber bei diesen sechs verschiedenen Eingriffen nicht immer in der gleichen Weise. Man kann vielmehr drei Gruppen unterscheiden (KLEBS 1904, 497);

a) Die äußere Bedingung wirkt als plötzliche Veränderung in den ersten 24 Stunden, und daraufhin erfolgt dann wieder normales Wachstum. So in den Fällen 1—3, nach Uebertragung von Fäden in stehendes Wasser aus Luft, Nährlösung oder fließendem Wasser.

b) Die äußere Bedingung wirkt ebenfalls sofort, aber sie dauert auch so lange an, als genügende Nahrung vorhanden ist. In dieser Weise tritt die Zoosporenbildung, z. B. nach Verdunklung ein. Auf die Entleerung der Sporen folgt wieder Wachsen und dann werden die Spitzen der Fäden abermals in Sporangien umgewandelt u. s. f. Der Prozeß kommt schließlich durch Erschöpfung, durch Nahrungsmangel zum Stillstand.

c) Die äußere Bedingung wirkt erst nach einiger Zeit ein. Dies trifft zu bei den unter 5 und 6 aufgeführten Fällen. Niedere Temperatur und hoher Salzgehalt wirken so auf die Zellen ein, daß nach einigen Tagen anscheinend von selbst Zoosporenbildung erfolgt, die dann wochenlang andauern kann.

Es verdient erwähnt zu werden, daß einige dieser Reaktionen vom biologischen Gesichtspunkte aus wohl begreiflich erscheinen, d. h. daß sie zweckmäßig, für die Existenz der Alge nützlich sind. Die Schwärmsporenbildung nach den Eingriffen 1 bis 3 ist die Form, in der sich die Alge den neuen Lebensbedingungen anpaßt; die alten Zellen können sich an die neuen Bedingungen nicht mehr gewöhnen, die aus Schwärmsporen entstandenen aber leben unbegrenzt in ihnen. Zu vergleichen wäre das etwa dem Absterben der Luftblätter und der Neubildung von Wasserblättern beim Uebertragen einer amphibischen Pflanze vom Land ins Wasser. Die vierte Bedingung (Dunkelheit) bietet niemals eine Existenzmöglichkeit und so kann eine Anpassung an sie auch nicht stattfinden. Die Pflanze macht immer neue Anstrengungen, günstigere Bedingungen mit Hilfe von Schwärmsporen zu gewinnen. Schwieriger zu deuten sind die beiden letzten Eingriffe; es würde uns zu weit führen, hier Vermutungen zu äußern.

Doch die biologische Deutung der äußeren Faktoren bei der Zoosporenbildung steht hier eigentlich nicht zur Diskussion; die physiologische Seite des Problems soll erklärt werden. Wie wir früher gesehen haben, macht KLEBS die Annahme, daß die äußeren Faktoren stets gewisse innere Veränderungen hervorrufen, die dann ihrerseits erst auf die „spezifische Struktur“ der Pflanze einwirken. KLEBS suchte nun früher (so z. B. noch 1903, S. 57) nachzuweisen, daß die verschiedenen äußeren Faktoren, die den gleichen morphogenen Erfolg aufweisen, auch in gleicher Weise die inneren Bedingungen verändern. So sollte z. B. allgemein eine Verringerung des osmotischen Druckes bei Vaucheria eintreten und auf diese dann Schwärmsporenbildung eintreten. Neuerdings (1904, S. 492) hat aber KLEBS diese Anschauung mit Recht verlassen, und er gibt zu, daß die ersten inneren Veränderungen in den oben unter 1 bis 6 aufgezählten Fällen verschieden sein können. Damit muß man aber auch eingestehen, daß wir nichts, gar nichts über die Wirkungsweise der äußeren Faktoren wissen. Uns scheint nicht einmal sicher zu sein, daß sie immer erst auf die „inneren Bedingungen“ einwirken müssen; wir können nicht einsehen, warum eine direkte Beeinflussung des maßgebenden Teiles im Protoplasma bei so einfachen, im Wasser lebenden Zellen unmöglich sein sollte. Wir haben in der ersten Auflage dieses Buches die Anschauung vertreten, die äußeren Faktoren wirkten auslösend. Dieser Vorstellung liegt der Vergleich des Organismus mit einer Maschine zugrunde. Was KLEBS gegen diesen Vergleich gesagt hat (1904, 1905), scheint uns richtig und beachtenswert. Der Vergleich hinkt, wie alle Vergleiche, er hinkt vielleicht stark. Trotz alledem müssen wir ihn immer noch herbeiziehen, wenn wir den Versuch eines prinzipiellen Verständnisses der Beeinflussung der pflanzlichen Organogenese durch äußere Faktoren machen wollen. Wir stellen uns nun eine Maschine vor, die dreierlei Tätigkeit ausüben kann, z. B. nähen, sticken, stricken. Sie werde durch Dampf betrieben. Das von dem Dampf in Rotation versetzte

Schwungrad kann durch Einschaltung oder Ausschaltung gewisser Rädchen diese oder jene Funktion der Maschine in Gang setzen. Die Ausschaltung und Umschaltung der Rädchen kann durch äußere Kräfte, durch Wärme, Licht, Schwere, chemische Kräfte etc. besorgt werden. Diese äußeren Kräfte leisten dann nicht die Arbeit, sondern sie lösen bloß diese oder jene Tätigkeit aus. Gerade so können im Organismus gewisse äußere Faktoren auslösend wirken, sie schalten etwas aus oder ein, wodurch die gestaltende Tätigkeit des Protoplasmas in bestimmter Weise erfolgt. Das ist ein Bild, das wir gern durch ein besseres ersetzen würden, wenn wir eins hätten.

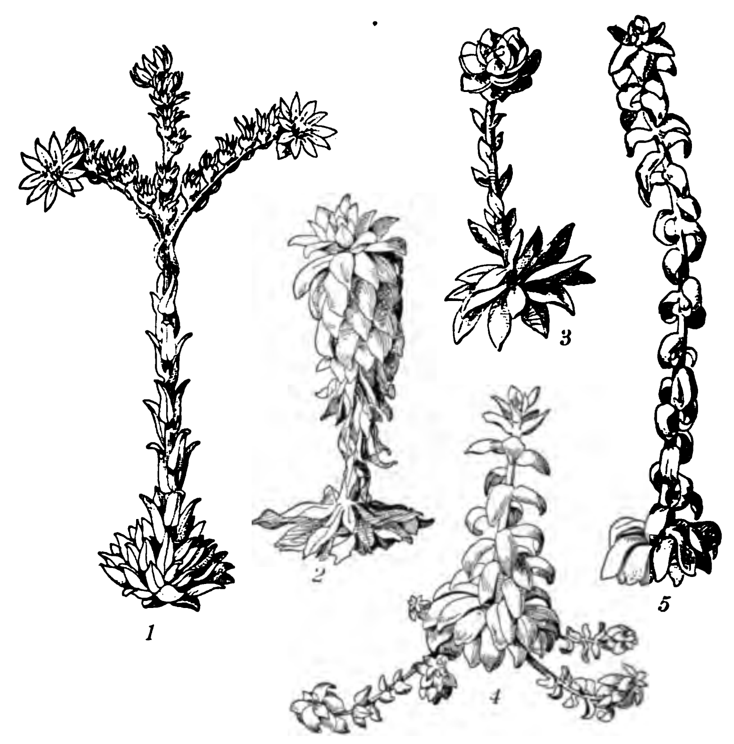


Fig. 114. Sempervivum Funkii nach KLEBS (1905). Verkl. *1* Typische Pflanze. *2* Nicht blühreife Rosette, im roten Licht kultiviert. *3* Im Frühjahr verdunkelt, dann beleuchtet. *4* Auf einem Glase Wasser im blauen Licht kultiviert. *5* Blühreife Rosette im blauen Licht kultiviert.

Wenn auch die bisherigen Studien bei diesen prinzipiellen Fragen noch nicht zu einer Klärung geführt haben, so dürfen wir ihre Erfolge doch auch nicht unterschätzen. Die Erkenntnis, daß bei den niederen Pflanzen der Entwicklungsgang von der Außenwelt bestimmt wird, ist wichtig.

Wenn wir uns nun zu den höheren Pflanzen wenden, so scheinen da die Dinge auf den ersten Blick ganz anders zu liegen. Ein Eichbaum z. B. hat wie die höheren Tiere nur eine Form der Fortpflanzung, die Bildung des im Samen enthaltenen Keimes. Dieser geht ein Sexualakt voraus, und sie pflegt erst in einem gewissen

Alter einzutreten, wird also anscheinend durch innere Ursachen veranlaßt; die „bestimmte Entwicklung“ scheint eine notwendige und von der Außenwelt unabhängige zu sein. Bei genauerem Zusehen ist die Sache freilich wesentlich anders. Durch Veränderungen äußerer Faktoren können wir wenigstens bei vielen Pflanzen den typischen Entwicklungsgang gründlich abändern. Ein Blick auf die Fig. 114 zeigt einige solche Abänderungen, die KLEBS bei Sempervivum Funkii erzielt hat.

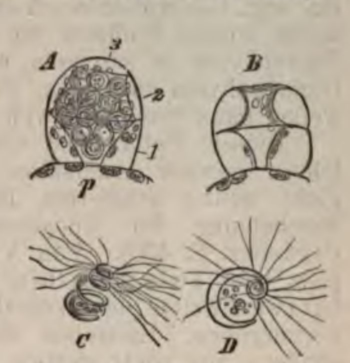


Fig. 115. Polypodium vulgare. *A* Reifes, *B* entleertes Antheridium, *p* Prothalliumzelle, *1* und *2* Ringzellen, *3* Deckelzelle. *A* und *B* Vergr. 240. *C* Ein Spermatozoid in Bewegung. *D* Ein mit Jodlösung fixiertes Spermatozoid. *C* und *D* Vergr. 540. Aus „Bonner Lehrbuch“.

Ein genaueres Verständnis der Blüten- und Fruchtbildung der höheren Pflanze ist indes nur möglich, wenn wir auf die Fortpflanzung der Farne eingehen, deren Kenntnis uns überhaupt für das Folgende nötig sein wird. Die Farnpflanze hat denselben komplizierten Aufbau, wie ihn die Phanerogamen besitzen; sie besteht aus einem beblätterten Sproß und aus Wurzeln. Auf der Blattunterseite entstehen in charakteristischer Anordnung auf ungeschlechtlichem Wege Sporen, die in besonderen Behältern, Sporangien, eingeschlossen sind. Die Sporen machen wohl gewöhnlich eine Ruheperiode durch und keimen dann bei günstigen Bedingungen. Das Pflänzchen, das aus ihnen hervorgeht, gleicht aber vielmehr einem Lebermoos als einem Farnkraut. Es ist eine nur wenige Millimeter große Zellfläche, die anfangs mit einer Scheitelzelle am Vorderende wächst, und die mit Wurzelhaaren am Boden befestigt ist. Diese zweite, aus der Spore hervorgegangene Generation des Farnkrautes wird Prothallium genannt, und sie kann durch einfaches Wachstum im allgemeinen nicht in die erste Generation übergeführt werden. Wenn das Prothallium aber zur Fortpflanzung schreitet, so bildet es Geschlechtsorgane. Es treten Archegonien auf (Fig. 116), die den Oogonien von Oedogonium entsprechen und wie diese als wesentlichen Teil ein „Ei“ enthalten. Das Ei wird durch bewegliche Spermatozoiden, die in besonderen Behältern, den „Antheridien“ (Fig. 115), erzeugt werden, befruchtet, und nun entsteht aus ihm sofort eine neue Farnpflanze, die anfangs noch dem Pro-

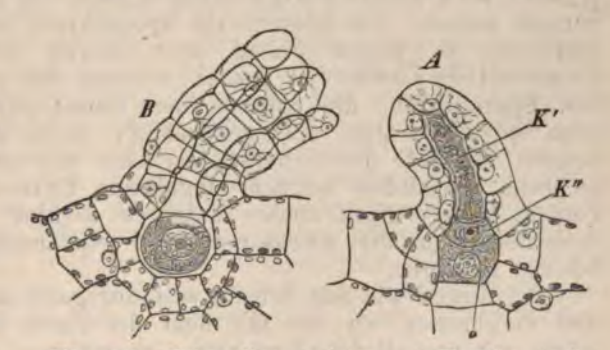


Fig. 116. Polypodium vulgare. *A* Unreifes Archegonium, *K'* Halskanalzelle, *K"* Bauchkanalzelle, *o* Ei. *B* Reifes geöffnetes Archegonium. Vergr. 240. Aus „Bonner Lehrbuch“.

Formen eingeschlechtig, und es ist dann schon der Spore, ja sogar dem Sporangium anzusehen, ob das spätere Prothallium männliche oder weibliche Geschlechtsorgane hervorbringen wird. Der Sporophyt produziert Makrosporangien mit Makrosporen und Mikrosporangien mit Mikrosporen; die ersteren sind weiblich, die letzteren männlich.

Damit kommen wir aber den Verhältnissen der Phanerogamen schon näher. Durch die grundlegenden Untersuchungen HOFMEISTERS ist festgestellt worden, daß namentlich die Gymnospermen in allen wesentlichen Punkten mit den Pteridophyten übereinstimmen. Doch wir müssen hier auf die Lehrbücher der Botanik oder auf ausführlichere Darstellungen, wie z. B. GOEBELS Organographie verweisen, denn in unserem Plane liegt es nicht, diese morphologischen Verhältnisse eingehender zu behandeln. Wir beschränken uns auf die Angiospermen, deren Aehnlichkeit mit den Pteridophyten schon eine geringere ist. Auch die Angiospermen bilden Sporangien und zwar auf Blättern, die, ebenso wie die ihnen vorausgehenden, eine Metamorphose erfahren haben. Alle diese metamorphen Blattorgane zusammen mit den Sporangien werden als Blüte bezeichnet. Diese Metamorphose der Blütenblätter ist schon S. 424 erwähnt. Historisch hängt sie zweifellos mit der Sporangienbildung zusammen; ob sie aber auch in der Gegenwart in jedem Einzelfall durch die Sporangienbildung veranlaßt wird, ist mehr wie zweifelhaft. Jedenfalls aber haben die Blütenblätter die Fähigkeit, zu Laubblättern zu werden, noch nicht verloren, und deshalb treten nach geeigneten Reizen „Vergrünungen" der Blüten auf.



Fig. 117. Tradescantia virginica. Pollenkorn. Unten die antheridiale, oben die vegetative Zelle. Vergr. 540. Aus „Bonner Lehrbuch".

Doch dieses Problem hat uns hier gar nicht zu beschäftigen; es interessieren uns jetzt nicht die Blätter, sondern die Sporangien, die ihnen ansitzen. Man unterscheidet Mikrosporangien (Pollensäcke), die den Staubblättern aufsitzen und Mikrosporen (Pollenkörner) bilden, andrerseits Makrosporangien (Samenknospen), die von den Fruchtblättern (Karpellen) umschlossen sind und im Innern meist nur eine einzige Makrospore (Embryosack) entwickeln. Sehr häufig finden sich Mikro- und Makrosporangien in einer Blüte vereinigt, und ihre Verteilung ist dann ausschließlich durch innere Ursachen bedingt; diese wirken immer dahin, daß zuerst die Mikro-, später die Makrosporangien auftreten. Bildet die Pflanze eingeschlechtige Blüten, und sind die Geschlechter gar auf verschiedene Pflanzenstöcke verteilt, so muß nach der Ursache der Geschlechtsbestimmung geforscht werden. Resultate sind aber in dieser Hinsicht noch keine erzielt (STRASBURGER 1900).

Wir verfolgen nun die Weiterentwicklung der Sporen. Die Mikrospore geht in toto, ohne zu wachsen, in das Prothallium über und teilt sich (Fig. 117) in zwei Zellen von ungleicher Größe; die kleinere derselben wird zum Antheridium, das weiterhin direkt in zwei Spermatozoiden zerfällt; die größere Zelle bleibt steril, hat aber eine ganz besondere Funktion. Diese zeigt sich erst, wenn die Mikrospore durch Luftströmungen oder durch Tiere auf die „Narbe" gekommen ist, also auf das zum Festhalten von Mikrosporen eingerichtete Ende des Karpells. Dort wächst sie zu einem langen Schlauch aus, dem

Pollenschlauch, der von der Narbe bis tief in das Makrosporangium hineindringt (Fig. 118 *ps*), schließlich auch die Membran der Makrospore durchbricht und dann die zwei Spermatozoiden in diese übertreten läßt. Die Veränderungen, die unterdessen in der Makrospore vor sich gegangen sind, sind sehr auffallende. Sie bleibt im Gewebeverband des Sporangiums, und damit im Zusammenhang steht die Notwendigkeit der Bildung eines Pollenschlauches. In ihrem Innern macht der Kern dreimal hintereinander Teilungen durch, so daß schließlich acht Kerne vorhanden sind, die sich in ganz bestimmter Weise

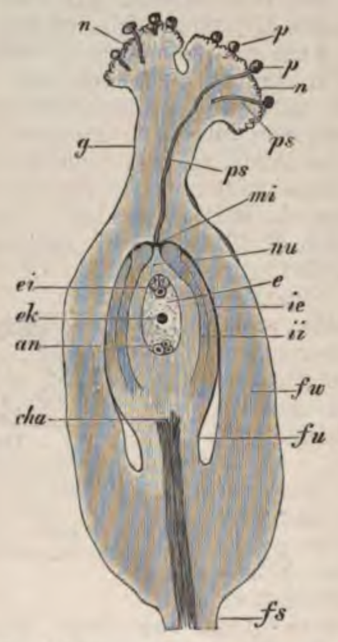


Fig. 118. Stempel von Polygonum convolvulus. Oberhalb von *fu* die Samenknospe mit den Integumenten (*ie* und *ii*) um den Knospenkern *nu*. Der letztere umschließt den Embryosack *e*; in diesem *ei* Eiapparat, *ek* Embryosackkern, *an* die Antipoden, *fw* Fruchtknotenwand, *g* Griffel, *n* Narbe, *p* Pollenkörner, *ps* Pollenschlauch. Vergr. 48. Aus „Bonner Lehrbuch".

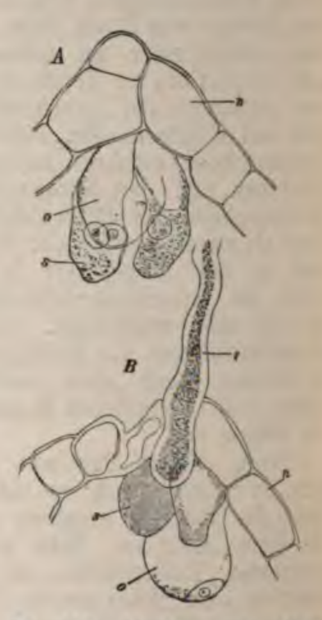


Fig. 119. Funkia ovata. Oberes Ende des Embryosackes mit dem Eiapparate. *A* Vor, *B* während der Befruchtung. *o* Eizelle, *s* Synergiden, *t* Pollenschlauch, *n* Nucellus. Vergr. 390. Aus „Bonner Lehrbuch".

gruppieren (Fig. 118). Drei findet man an der Stelle, wo der Pollenschlauch eindringt; sie werden als Eiapparat (*ei* Fig. 118; vgl. auch Fig. 119) bezeichnet, und jeder der Kerne umgibt sich mit einer Hülle von Protoplasma aus der Mutterzelle; demnach besteht also der Eiapparat aus drei nackten Zellen. In der gleichen Weise entstehen am entgegengesetzten Ende der Makrospore drei andere Zellen, die als Antipoden (*an* Fig. 118) bezeichnet werden und weiterhin im allgemeinen keine besondere Rolle mehr spielen. Schließlich bleiben noch zwei Kerne, die Polkerne, übrig, die sich in die Mitte des Embryosackes begeben und dort früher oder später verschmelzen; das Verschmelzungsprodukt nennt man „sekundären Embryosackkern". Welche

diesen Kernen oder Zellen nun als Prothallium zu betrachten das wissen wir nicht. Soviel ist aber sicher, daß die drei Zellen Eiapparates und besonders eine von ihnen, die durch ihre Größe ezeichnete Eizelle, Archegonien vorstellen, die auf ihren wichen Teil, das Ei, reduziert sind.

Nach Eindringen der Spermatozoiden verschmilzt eines derselben der Eizelle, und diese entwickelt sich jetzt zur jungen Pflanze, Embryo, während ihre zwei Nachbarzellen zugrunde gehen; das re verschmilzt mit dem Embryosackkern (vgl. S. 449), und darauf aus diesem und dem zugehörigen Protoplasma ein vielzelliges ebe hervor, das Endosperm, das Reservestoffe speichert und das er oder später von der jungen Pflanze aufgezehrt wird. Das ganze rosporangium wächst nun noch erheblich und bildet sich dabei Samen um, dessen ganzer Bau ihn geeignet macht, längere Zeit Ruhe zu verharren.

Wir haben also auch bei den höchststehenden Pflanzen einen erationswechsel konstatiert. Die bei den Farnen schon angedeutete uktion des Gametophyten ist aber hier soweit gegangen, daß vom ietophyten fast nur noch die Geschlechtsorgane übrig geblieben , und daß äußerlich von dem Generationswechsel nichts mehr sehen ist. Daß hier viel weniger als bei einem Farnkraut an Veränderung der regelmäßigen Succession der Generationen zu ken ist, ist wohl selbstverständlich. Da das Auftreten der Geechtsorgane eine notwendige Folge der Entstehung der Sporen sein scheint, so muß sich die physiologische Forschung auf die fhellung der Bedingungen der Sporen- oder Blütenbildung chränken.

Wie bei gewissen Farnen finden sich aber auch bei vielen Angiormen neben den Sporen accessorische Fortpflanzungsorgane, iigstens am Sporophyten, und wenn man von ungeschlechtlicher r vegetativer Fortpflanzung bei ihnen spricht, so denkt man gar it an die Makro- und Mikrosporen, obwohl diese doch ungeschlechtentstehen, sondern man hat dabei vorzugsweise solche „accessohe" Fortpflanzungsorgane im Auge. Es handelt sich bei ihnen stets einen Vegetationspunkt, also um eine Knospe, die Blätter und rzeln treibt, wenn sie selbst oder auch das sie tragende Organ der Mutterpflanze sich ablöst. In der Stellung dieser Knospen, ier in der Art, wie ihnen die nötigen Reservestoffe in Blatt, nm oder Wurzel mitgegeben werden, finden sich außerordentliche inigfaltigkeiten, die hier auch nicht einmal angedeutet werden nen.

Erst jetzt, nachdem wir eine gewisse, freilich flüchtige morphosche Orientierung über die Fortpflanzungsorgane der Blütennzen gewonnen haben, können wir zu den Fragen übergehen, die in in einer Physiologie der Fortpflanzung behandet werden müssen. se Fragen sind folgende: Was sind die Ursachen der Blütenung? was die der „vegetativen" Fortpflanzung? Wie verhält sich Fortpflanzung zum rein vegetativen Wachstum? Welche Beitung hat die Fortpflanzung? welche spezielle die ungeschlechte, welche die geschlechtliche?

Auf diesem Gebiete sind wir bei weitem nicht so gut orientiert, bei den niederen Pflanzen, und die experimentelle Behandlung ist zweifellos schwieriger. Die erste Frage, die wir zu beantworten

Aber wenn man auch im allgemeinen die Blütenbildung an ein gewisses Alter, das spezifisch verschieden ist, geknüpft sieht, so sind doch Ausnahmen bekannt, so z. B. daß die Eiche, die normal erst im 60. bis 80. Jahre blühreif wird, gelegentlich auch schon im ersten Jahre Blüten erzeugt und dann abstirbt. (WIESNER 1902, S. 75; vgl. auch Fig. 102.) Geht schon daraus ein Einfluß äußerer Faktoren auf die Blütenbildung klar hervor, so wird ein solcher in frappanter Weise durch Experimente von VOECHTING (1893) und KLEBS (1903–1906) bewiesen. — Man kann entweder vom vegetativen Zustand einer Pflanze ausgehen und feststellen, welche Veränderungen in der Außenwelt das Blühen herbeiführen, oder man untersucht umgekehrt, unter welchen Bedingungen eine blühende Pflanze zu vegetativem Wachstum zurückkehrt. Es hat sich bisher keine allgemein gültige Gesetzmäßigkeit ergeben; ein Eingriff, der bei der einen Pflanze zum Ziel führt, bleibt oft bei anderen ohne Erfolg.

Gehen wir nun von Sempervivum Funkii aus, das oben schon erwähnt wurde, so hat für dieses KLEBS (1906, S. 116) seine Resultate folgendermaßen zusammengefaßt:

1) Bei lebhafter Kohlenstoffassimilation in hellem Licht und bei starker Aufnahme von Wasser und Nährsalzen wächst die Pflanze unbegrenzt rein vegetativ, entweder indem die Rosette als solche weiter wächst, oder indem sie seitliche Ausläufer erzeugt, die sich in der gleichen Weise verhalten (KLEBS 1904, S. 266).

2) Bei lebhafter Kohlenstoffassimilation in hellem Licht, aber bei Einschränkung der Wasser- und der Nährsalzaufnahme tritt Blütenbildung auf.

3) Bei einer mittleren Wasser- und Nährsalzaufnahme hängt es von der Intensität der Beleuchtung ab, ob Blühen oder vegetatives Wachsen eintritt. Bei schwächerer Lichtintensität (bezw. bei Verwendung von blauem Licht) erfolgt nur Wachsen, bei stärkerer Beleuchtung (bezw. bei Verwendung roten Lichtes) Blühen.

Es liegt nun schon eine ganze Anzahl von Beobachtungen und Versuchen vor, die erkennen lassen, daß das Licht, die Nährsalze, doch auch andere Faktoren von Bedeutung für die Blütenbildung sind.

Die Bedeutung des Lichtes für die Blütenbildung ergibt sich z. B. aus der lange bekannten Tatsache, daß der Epheu nur an hellem Standort, nicht aber im Schatten des Waldes blüht, obwohl er an letzterem Orte gut gedeiht. Das gleiche beweisen VOECHTINGS (1893) Versuche mit Mimulus Tilingii. Diese Pflanze stellt bei einer gewissen niederen Lichtintensität, die ihr vegetatives Wachsen noch gut erlaubt, die Blütenbildung gänzlich ein. Diese Wirkung des verminderten Lichtes macht sich selbst dann noch geltend, wenn der Blütenspross schon angelegt ist; die in den Bracteen vorgebildeten Blüten bleiben dann in der Entwicklung stehen (Fig. 120) und überall wachsen sonst ruhende Achselknospen zu vegetativen Laubsprossen aus. Es tritt also ein Vegetativwerden ein. Entsprechende Versuche hat KLEBS (1904, 548) z. B. mit Lobelia Erinus, Veronica chamaedrys ausgeführt, und er gibt an, daß bei allen Pflanzen, die keine nennenswerten Massen von Reservestoffen führen, eine Lichtverminderung die Blütenbildung unterdrückt. Er betrachtet die vom Licht bewirkte Kohlenstoffassimilation als in erster Linie maßgebend für seinen Einfluß auf die Blütenbildung. Dafür spricht die oben mitgeteilte Tatsache, daß blaues Licht, in dem die Assimilation geschwächt ist, wie

Lichtverminderung wirkt, während das für die Assimilation geeignetere rote Licht das Blühen gestattet. Weiter läßt sich dafür anführen, daß das Blühen eventuell auch im Dunkeln eintreten kann, wenn nur genügend organische Substanz vorhanden ist, und daß man durch Rindenringelung, d. h. durch Verhinderung des Abfließens der organischen Substanz, ebenfalls Blütenbildung erzwingen kann. Neben dieser assimilatorischen Wirkung des Lichtes, die auch von anderen Autoren (LOEW, FISCHER 1905) hervorgehoben wird, kommen aber zweifellos noch weitere Wirkungen in Betracht; es ist an Förderung der Eiweißsynthese und an andere, ihrem Wesen nach noch dunkle Vorgänge zu denken.



Fig. 120. Mimulus Tilingii nach VOECHTING (1903, Taf. 11). *I* Spitze einer normalen Pflanze. *II* Spitze einer Pflanze, die nach Anlage des Blütenstandes in verminderter Beleuchtung kultiviert wurde. Die Blütenstände (*a*, *a*) sind verkümmert; überall sind reichlich vegetative Sprossungen entstanden.

Auch die Temperatur spielt offenbar eine gewisse Rolle. Eine andauernd hohe Temperatur verhindert das Blühen. So wachsen Pflanzen unserer Klimate in den Tropen eventuell dauernd vegetativ, und zweijährige einheimische Pflanzen, wie Rübe, Digitalis, kann man auch im zweiten Jahr am Blühen hindern, wenn man sie im Winter warm hält und weiter wachsen läßt. So ist es KLEBS gelungen (1906), die Rübe mehrere Jahre lang rein vegetativ wachsen zu lassen. Auch Glechoma, Sempervivum wuchsen, wenn sie an der Winterruhe verhindert waren, jahrelang vegetativ.

Daß die Luft zur Ausbildung von Blüten nötig ist, zeigen zahllose Wasserpflanzen, bei denen nur Luftsprosse zum Blühen kommen. Es ist recht wahrscheinlich, daß dabei die Transpiration von maßgebender Bedeutung ist, denn auch bei Landpflanzen zeigt diese einen fördernden Einfluß auf die Blütenbildung (MOEBIUS 1897).

Endlich sind noch die Nährsalze zu erwähnen. Zahlreiche Keimpflanzen können durch Nährsalzentziehung zu kümmerlichen Hungerpflänzchen gemacht werden, bei denen oft nach wenigen winzigen Laubblättern schon die Blütenbildung beginnt (vgl. S. 380 und Fig. 102). Auch Versuche von MOEBIUS (1897) haben gezeigt, daß Gräser und Borago bei geringer Salzzufuhr besser blühen als bei starker Düngung. Die Erhöhung der Fruchtbarkeit der Obstbäume, die man durch Be-

schneiden der Wurzeln erzielt, dürfte ebenfalls auf einer Einschränkung der Nährsalzaufnahme beruhen. Daß aber nicht alle Nährsalze in gleicher Weise wirken, hat besonders BENECKE (1906) betont, der aus der Literatur und aus eigener Erfahrung nachweisen konnte, daß Verminderung der Stickstoffnahrung, Vermehrung des Phosphors zur Blütenbildung führt.

Aber wenn auch damit äußere Faktoren als maßgebend für die Blütenbildung erkannt sind, so darf man doch nicht erwarten, daß sie eine so entscheidende Rolle spielen wie bei den niederen Pflanzen. Selbst wenn der Nachweis erbracht ist, daß die Blütenbildung in Zusammenhang mit einem bestimmten äußeren Faktor steht, so ist doch damit noch lange nicht gesagt, daß derselbe so einfach, so direkt seine Wirkung ausübt, wie bei einer einzelligen Alge. Wenn sich z. B. zeigen läßt, daß ein trockner Boden das Blühen fördert, ein feuchter es hemmt, so muß man sich doch sagen, daß die Bodenbeschaffenheit direkt nur von den Wurzeln, von den oberirdischen Organen aber nur indirekt empfunden wird. Man kann ja freilich die Wurzel für den Sproß, ja jede Zelle für die andere, als ein Stück Außenwelt betrachten; das ändert aber nichts an den tatsächlich zwischen den Teilen einer höheren Pflanze bestehenden Beziehungen, deren Einfluß wir auch bei der Blütenbildung erwarten müssen. In der Tat drängen sich uns solche Korrelationen, z. B. zwischen Laubblattbildung und Blütenbildung, geradezu auf. Alle Faktoren, die auf eine üppige Laubblattbildung hinzielen, sind für die Blütenbildung ungünstig, und überall, wo Blütenbildung auftritt, sehen wir die Laubblätterbildung geschwächt oder aufgehoben. Das tritt uns ebenso deutlich bei hapaxanthen (einmalblühenden) Pflanzen entgegen wie bei den häufig blühenden, etwa unseren Bäumen; bei diesen sehen wir die Blüten an den schwachwüchsigen Kurztrieben auftreten und alle Faktoren, die auf Bildung von Kurztrieben hinarbeiten, fördern das Blühen, während umgekehrt die Umgestaltung eines Kurztriebes in einen Langtrieb diesem die Fähigkeit zur Blütenbildung raubt (vgl. VOECHTING 1884). Im Extrem hört die Blütenbildung ganz auf, und gewisse Pflanzen haben nur vegetatives Wachstum; bei den Wasserpflanzen sucht GOEBEL (1893) die üppige Ausbildung der Vegetationsorgane als Ursache des Blütenmangels zu erweisen, in anderen Fällen (MOEBIUS 1897, S. 137) hat die aus anderen Gründen eintretende Verhinderung der Blüte zu üppiger Vegetation geführt. Wir wollen diesen Korrelationen nicht weiter nachgehen, da wir dabei nichts prinzipiell Neues erfahren können.

Es frägt sich nun, wie wirken die äußeren Faktoren direkt oder durch Vermittlung von anderen Pflanzenteilen auf den Vegetationspunkt ein, damit dieser sich zu einem Blütensproß gestaltet. KLEBS (1904, 1906) hat es versucht, die Folgen der so verschiedenartigen äußeren Faktoren, die Blütenbildung veranlassen, auf ein gemeinsames Prinzip zurückzuführen. Er betont, daß Blühen und Wachsen unter den gleichen äußeren Faktoren eintritt, daß also nur quantitative Veränderungen in diesen den Ausschlag geben. Also nicht neue, spezifisch auf Blütenbildung hinwirkende Reize müssen die Pflanze treffen, sondern es muß nur eine Veränderung im Ausmaß der schon einwirkenden Faktoren eintreten. Als wichtigste derartige Veränderung betrachtet KLEBS die Zunahme der organischen Substanz. Freilich nicht ihre absolute Menge muß wachsen. Eine

im Herbst in Dichtsaat entstandene Keimpflanze der Rübe schreitet im Frühjahr zur Blüte (KLEBS 1906, S. 74, 113), obwohl sie kaum den hundertsten Teil an organischer Nahrung von dem enthält, was die Herbstrübe, die den Winter hindurch warmgehalten wurde, im Frühjahr aufweist: trotzdem blüht letztere nicht. Es kommt also wohl vor allem auf die Konzentration der organischen Nährstoffe an, auch wohl auf ihr Verhältnis zu den anorganischen. Diese hohe Konzentration aber soll dadurch zustande kommen, daß die Dissimilation stark hinter der Assimilation zurücktritt. Die Erzielung einer solchen hohen Konzentration kann unter Umständen an ein langdauerndes vegetatives Wachstum gekettet sein, wie bei Agave, den Bäumen. Wenn sie aber einmal gegeben ist, dann sehen wir überall Blüten auftreten, auch an Stecklingen aus einer solchen Pflanze. In diesem Sinn verwertet KLEBS interessante Beobachtungen von SACHS (1892).

SACHS machte im Mai in der bekannten Weise Begonienstecklinge und fand an den jungen, auf den Blättern entstandenen Pflanzen erst Anfang November Blütenbildung, nachdem eine reichliche Laubbildung vorangegangen war. Wurden aber die Stecklingsblätter erst Ende Juli von blühenden Pflanzen entnommen, so traten an ihnen schon im September Blüten auf, ohne daß zuerst viele Laubblätter gebildet werden mußten. Aehnliche Versuche sind noch mehrere bekannt gegeben worden. So hat z. B. GOEBEL (Organogr.) gefunden, daß aus den Blättern blühender Pflanzen von Achimenes Haageana, die als Stecklinge behandelt werden, sofort Blütensprosse auftreten, während die Stecklinge jüngerer Pflanzen vegetative Sprosse produzieren; entsprechende Erfahrungen machte KLEBS selbst (1905) an Sempervivum.

Wir müssen bei dieser Gelegenheit erwähnen, daß SACHS seine Beobachtung in ganz anderem Sinne deutete, nämlich mit Hilfe seiner Hypothese der spezifischen organbildenden Substanzen (vgl. S. 424). Nach SACHS kommt das Blühen nicht dadurch zustande, daß eine gewisse Quantität oder Konzentration gewöhnlicher Nährstoffe auf den Vegetationspunkt einwirkt, sondern es tritt ein, wenn Stoffe gewisser Qualität vorhanden sind. Sind diese aber einmal gebildet, dann arbeiten sie überall auf Blütenbildung hin. Ganz abgesehen von den allgemeinen Bedenken, die wir früher gegen die SACHSsche Theorie vorbrachten, stehen ihr in diesem Spezialfall nicht unerhebliche Schwierigkeiten entgegen. Von dem Gedanken ausgehend, daß die SACHSschen blütenbildenden Stoffe sich vor allen Dingen in den Blüten selbst anhäufen müßten, machte ich von mehreren Achimenesarten Blütenstecklinge; obwohl dieselben in Menge Knospen produzierten, trat doch nie eine Blüte an ihnen auf. — WINKLER (1903) fand die Sprosse, die auf Stecklingsblättern von Torenia wuchsen, sehr zur Blütenbildung geneigt, allein diese Neigung war an allen Blättern der Pflanze, auch an den Kotyledonen, die gleiche.

Die zuletzt erwähnten Versuche WINKLERS sprechen nicht nur gegen SACHS, sondern auch gegen die Anschauung von KLEBS, gegen die außerdem manches andere vorgebracht werden kann. Wir beschränken uns auf folgende Bemerkungen. Frägt man, woher denn eigentlich die Verschiebung im Verhältnis zwischen Assimilation und Dissimilation rührt, deren Folge das Blühen sein soll, so wird man eingestehen müssen, daß man das in vielen Fällen nicht weiß. An

einleuchtendsten ist die Zunahme der Atmung gegen die Norm bei den im Winter warm gestellten Rüben oder Digitalisrosetten. Aber schon bei der Blütenförderung durch Lichtwirkung wird man zweifelhaft sein, ob es denn hier wirklich zu einer größeren Konzentration der Assimilate kommen muß. Jedenfalls würde diese Konzentration nicht eintreten, wenn eben ein lebhaftes vegetatives Wachstum die Stoffe verbrauchte. Da liegt es nahe, an das Fehlen von Aschenbestandteilen zu denken, das einen geringen Verbrauch der Assimilate zu Wachstumszwecken zur Folge haben könnte. Aber auch mit diesem zudem noch recht hypothetischen Gesichtspunkt kommen wir bei mehrfach blühenden Pflanzen, die blühende Kurztriebe neben wachsenden Langtrieben bilden, nicht aus. Wenn die eine Knospe genügend Nährsalz hat, um kräftig wachsen zu können, wodurch ist bedingt, daß es der anderen fehlt? Wenn in der einen Knospe die Konzentration der Assimilate so groß ist, daß sie Blüten bildet, woher kommt in der Langtriebknospe die Verdünnung? Man sieht leicht, die Frage liegt viel komplizierter und es will uns so scheinen, als ob eben doch ein gewisser Zustand des Protoplasmas maßgebend wäre für die Qualität der resultierenden Gestaltungen. Dieser Zustand des Protoplasmas könnte seinerseits Folge der ersten durch Klebs hervorgehobenen Veränderungen der „inneren Bedingungen" sein — und es besteht ja nicht der mindeste Zweifel darüber, daß Klebs solche tiefer greifende Veränderungen, die den ersten folgen, zugibt und für nötig hält. Es könnte aber auch dieser gewisse Zustand des Protoplasmas das Primäre sein und er könnte veranlassen, daß eine Zelle mäßig wächst und deshalb viel Reserven führt, während eine andere rasch wachsend alle zugeführten Stoffe stetig konsumiert. Dieser „Zustand" des Protoplasmas ist nicht etwa die „spezifische Struktur" im Sinne Klebs' — sondern er ist die letzte seiner „inneren Bedingungen". Es scheint uns, als ob diese vor den anderen, mehr äußerlichen, wie Zellsaftkonzentration, Enzymgehalt etc. etc., eine besondere Bedeutung hätte, die in den Argumentationen Klebs' nicht genug hervortritt.

So sind wir also im ganzen über die Ursache der Blütenbildung noch sehr unvollkommen unterrichtet; immerhin zeigen aber die angeführten Tatsachen, daß die gewöhnlich zu beobachtende Periodizität in der Blütenbildung experimentell zu beeinflussen ist, also nicht ein für allemal gegeben ist. Dagegen ist offenbar der Generationswechsel bei den Phanerogamen insofern fixiert, als auf die Bildung der Sporen notwendig die der Geschlechtsorgane folgt.

Die Pflanzen, die neben den Samen noch accessorische Fortpflanzungsorgane, also Knollen, Zwiebeln etc., ausbilden, bedürften eigentlich noch einer besonderen Besprechung; denn es ist kaum zu bezweifeln, daß die speziellen Bildungsbedingungen der Blüten bezw. der Samen sich von denen der Brutknospen etc. unterscheiden. Hierüber ist aber nur wenig bekannt; eigentlich sind bisher nur Korrelationen zwischen den beiderlei Organen konstatiert. Es kommt z. B. nicht selten vor, daß bei gleichzeitiger Produktion von Blüten und Brutknospen diese miteinander konkurrieren, und ein Samenansatz nur stattfindet, wenn die Bildung der Brutknospen verhindert werden kann (vgl. Lindemuth 1896). Von besonderem Interesse sind die Fälle, in denen die Brutknospen an Stelle von Blüten entstehen, z. B. bei Poa bulbosa u. v. a.; hier weiß man auch, daß gewisse, noch

interessante äußere Faktoren die Blütenbildung bezw. die Brutknospenbildung fördern oder hemmen ([illegible] 1897).

Zum Schluß noch einige Worte über die biologische Bedeutung der Fortpflanzung. Diese ist bei niederen Organismen im wesentlichen klar. [illegible] der Pilzen, der [illegible] Organismus durch Bildung von Schwärmsporen, in der Luft sich verbreitenden Sporen und Dauersporen erwächst, ist einleuchtend. Ebenso ist die Bildung von Früchten und Samen der höheren Pflanzen verständlich: ob nun der Organismus diese Organe nur einmal bildet und dann abstirbt, oder ob er sie viele Jahre lang erzeugt, er sorgt so nicht nur für die Erhaltung, sondern auch für die Vermehrung seiner Art. Das Bestreben aber, sich [illegible], neue Standorte zu erobern, sehen wir bei allen Organismen; es ist eine so charakteristische Erscheinung der Lebewesen, daß vielfach der Eindruck entsteht, ihre ganze Existenz laufe darauf hinaus, Nachkommen zu erzielen. Wir schreiben: der „Eindruck" entsteht, denn es handelt sich bei solchen Fragen nach Zwecken um Anthropomorphismen; sie führen rasch zur Endfrage: „ja was ist eigentlich der Zweck der Organismen überhaupt?" — und auf diese Frage gibt es keine Antwort.

Wenn wir also im großen und ganzen das Auftreten von Fortpflanzungsorganen biologisch verstehen, so müssen wir zugeben, daß wir über die Existenzgründe verschiedener Arten derselben noch keine wohl fundierten Vorstellungen haben können. Nach unserer Ansicht erfüllen alle Fortpflanzungsorgane ihren Zweck, und es gibt Organismen, die sich ausschließlich durch eine einzige Art der Fortpflanzung erhalten und vermehren. Wünschenswert wäre es, wenn es gelänge, die bisher übliche Einteilung der Fortpflanzungsorgane in geschlechtliche und ungeschlechtliche bald durch eine bessere zu ersetzen. Denn jetzt werden Organe wie die Schwärmsporen und die Geschlechtszellen der Algen, trotz ihrer offenkundigen nahen Verwandtschaft, in zwei verschiedene Kategorien gebracht, während andrerseits ganz heterogene Dinge wie Schwärmsporen, Brutknospen, abgelöste Blätter oder Zweige etc. als Organe der ungeschlechtlichen Fortpflanzung zusammengefaßt werden. Schon HANSTEIN (1877) hat den Versuch gemacht, die Fortpflanzungsorgane anders einzuteilen: nämlich in „Keime" und „Knospen"; neuerdings hat es dann MOEBIUS (1897) unternommen, diese Unterscheidung konsequent durchzuführen. Er legt den Unterschied in die Art der Entstehung: Keime sollen durch Verjüngung entstehen, Knospen durch Wachstum und gewöhnliche Zellteilung. Eine Verjüngung liegt ebenso in der Bildung der Eizelle, wie in der Schärmsporenbildung vor. Es ist aber nicht recht einzusehen, warum die Entstehung einer neuen Membran [illegible] denn etwas anderes wird ja bei Oedogonium nicht erneuert [illegible] von so wesentlicher Bedeutung für den Organismus sein sollte, wenn die alte Membran, wie das in diesem Fall zutrifft, tatsächlich ebensogut wachstumsfähig war. Man hat aber wohl bei der Bezeichnung „Verjüngung" auch gar nicht nur die Membran im Sinn, man denkt vielmehr an eine „innere" Verjüngung, eine Verjüngung des Protoplasmas. STRASBURGER (1880) hat gezeigt, daß das Protoplasma bei der Schwärmsporenbildung von Oedogonium eine Umlagerung erfährt: Der Zel[illegible] rückt durch das chlorophyllführende Protoplasma nach [illegible] kehrt später wieder in seine alte Lage zurück. Aehnliche U[illegible] hat BERTHOLD (1886, S. 289) bei vielen

„Vollzellbildungen“ gefunden. Aber es ist nicht zu verstehen, wie durch solche Vorgänge eine „Verjüngung“ ins Werk gesetzt wird, und vor allem liegt eben allen solchen Vorstellungen immer wieder die Idee zugrunde, das Protoplasma degeneriere, nutze sich bei ewigem Wachstum und einfacher Zellteilung ab, und gerade diese Vorstellung haben wir zu bekämpfen gesucht. Das Protoplasma mag sich „abnutzen“, dann hat es aber zweifellos die Fähigkeit, sich zu regenerieren.

Aber ein Punkt ist in unserer bisherigen Diskussion noch ganz unberührt geblieben: warum müssen manche Sporen der Thallophyten eine Zellenverschmelzung durchmachen, die im Extrem als Geschlechtsakt aufzufassen ist? Warum entwickelt sich das Ei der Pteridophyten und Phanerogamen erst, wenn es durch das Spermatozoid befruchtet wird? Davon in der nächsten Vorlesung.

Vorlesung 29.

Befruchtung. Bastarde. Vererbung.

Bei den Pflanzen so gut wie bei den Tieren gibt es, wie wir gesehen haben, eine eigentümliche Art der Fortpflanzung durch Verschmelzung zweier, vorher getrennter Zellen, und im Extrem zeigen die verschmelzenden Zellen, ja sogar schon die Organe, die sie produzieren, so auffallende Unterschiede, daß man von einer geschlechtlichen Differenzierung und von einer „Befruchtung“ der weiblichen Zelle durch die männliche sprechen kann, indem man die bei den höchsten Tieren bestehenden Verhältnisse als Maßstab der Beurteilung verwendet. Wir wollen jetzt versuchen, der Frage nach der Bedeutung der Befruchtung näher zu treten.

Bei gewissen Algen liegt der Hauptunterschied zwischen der Eizelle und dem Spermatozoid in der sehr viel beträchtlicheren Größe des Eies. Beide Geschlechtszellen sind aber sonst normale Zellen, beide haben Protoplasma, beide einen Kern, eventuell sogar beide Chromatophoren. Bei den Farnen und Phanerogamen aber tritt das Protoplasma in den männlichen Zellen immer mehr zurück; letztere bestehen fast nur noch aus einem Kern. Gänzlich fehlt freilich das Protoplasma nirgends, wohl aber, soweit wir wissen, die Chromatophoren. Unter diesen Umständen lag es nahe, in dem Kern der Spermazelle ihr wichtigstes Organ zu sehen, und ihn auch für die nächsten Folgen der Befruchtung verantwortlich zu machen. Bei der Befruchtung verschmelzen die Protoplasten der Zellen, und auch die beiden Kerne vereinigen sich; darauf beginnt die „befruchtete“ Eizelle zu wachsen. Ohne Verschmelzung ist sowohl die Eizelle wie das Spermatozoid entwicklungsunfähig. Die erste Folge der Befruchtung liegt also in einer Aufhebung der Entwicklungshemmung, und man kann sich wohl vorstellen, daß der Eizelle etwas „gefehlt“ hat, was ihr durch das Spermatozoid übermittelt wird, spezieller: daß ihrem Kern gewisse Stoffe abgehen, die der Spermakern besitzt.

Da zeigen sich denn, daß die Kerne der Eier sowohl wie der Spermatozoiden den Kernen gewöhnlicher vegetativer Zellen gegenüber einen bedeutenden Unterschied. Bei der Entstehung der Geschlechtszellen tritt eine besondere Art von Kernteilung auf, die man als Reduktionsteilung bezeichnet hat (STRASBURGER etc., Lehrbuch, 8. Aufl., Fig. [illegible]). Sie ist in ihren Grundzügen in überraschender Weise übereinstimmend im ganzen Organismenreich, und ihr Hauptcharakter liegt darin, daß die Tochterzelle nur die halbe Zahl von Chromosomen erhält. Während bei der gewöhnlichen Kernteilung eine Längsspaltung der Chromosomen erfolgt und jede Längshälfte einer anderen Zelle zugeteilt wird, treten bei der Reduktionsteilung ungespaltene Chromosomen in die Tochterzellen. (Man vgl. STRASBURGER [illegible].)

Wenn also das Ei und die Spermazelle nur halb so viele Chromosomen führen wie der gewöhnliche Zellkern, so liegt es nahe, anzunehmen, daß damit ihre Entwicklungsunfähigkeit zusammenhänge, und daß umgekehrt die nach der Verschmelzung eintretende Entwicklung die Folge der wiederhergestellten Normalzahl der Chromosomen sei. Diese Anschauung wird auf den ersten Blick bestätigt durch die Erscheinungen der Parthenogenese. Unter Parthenogenese versteht man die Entwicklung einer Eizelle ohne vorhergehende Befruchtung. Eine solche findet sich bei manchen Farnen, Marsilea-arten, bei Alchemilla, Antennaria, Wickstroemia und vielen anderen Pflanzen. (Lit.: STRASBURGER 1904 u. 1907; FARMER and DIGBY 1907, WINKLER 1908.) Viele von ihnen haben die zur Befruchtung nötigen männlichen Zellen überhaupt verloren, und bei allen ist die Parthenogenese die normale Form der Entwicklung geworden; sie tritt nicht etwa nur dann ein, wenn durch irgend einen Zufall die Befruchtung unterblieben ist. Ueberall, wo nun eine genaue karyologische Untersuchung möglich war, hat diese ergeben, daß die Eizellen in allen solchen Fällen die unreduzierte Chromosomenzahl aufweisen. In anderen Fällen freilich, wie bei Hieracium (ROSENBERG 1906, 1907), kommt normale Befruchtung neben Parthenogenese vor; aber da hat sich gezeigt, daß auch zweierlei Eizellen zu finden sind, solche mit der einfachen und solche mit der doppelten Chromosomenzahl, und es ist sehr wahrscheinlich, daß die ersteren nur nach Befruchtung, die letzteren dagegen nur parthenogenetisch sich entwickeln.

Wenn demnach eine Beziehung zwischen Chromosomenzahl und Parthenogenese nicht geleugnet werden kann, so scheint uns doch damit in keiner Weise bewiesen zu sein, daß die Befruchtung die bestehende Entwicklungshemmung durch die Vermehrung der Chromosomenzahl aufhebe. Wir wollen drei Gruppen von Erscheinungen anführen, die beweisen, daß auch mit der reduzierten Chromosomenzahl Wachstum möglich ist. Zuerst nennen wir das Prothallium der Pteridophyten. Bei dieser Ordnung ist ja die reduzierte Chromosomenzahl nicht wie bei den Angiospermen im wesentlichen auf die Eizelle und ihre Schwesterzellen beschränkt, sondern sie ist einer wohlentwickelten sexuellen Generation eigen, die zu unbegrenztem Wachstum und zur Fortpflanzung auf vegetativem Wege befähigt ist. Wenn dann eine Zelle in dieser Generation, eben die Eizelle, die Entwicklungshemmung zeigt, so muß diese ihre besonderen Gründe haben.

Uebrigens ist auch bei den Angiospermen ein Wachstum von

Zellen mit reduzierter Chromosomenzahl nicht ausgeschlossen; man denke an den Pollenschlauch, der freilich keine unbegrenzte Entwicklungsfähigkeit besitzt. — In zweiter Linie nennen wir dann die Fälle künstlicher Parthenogenese, d. h. parthenogenetische Entwicklung normaler Eier mit reduzierter Chromosomenzahl, die für gewöhnlich befruchtet werden. Aus dem Tierreich liegen namentlich Versuche von LOEB vor (Zusammenstellung 1906), aus denen hervorgeht, daß befruchtungsfähige Eier durch Einwirkung von Salzlösungen bestimmter Konzentration, also durch Wasserentziehung, zu parthenogenetischer Entwicklung veranlaßt werden. Es ist wahrscheinlich, daß auch noch pflanzliche Eizellen gefunden werden, bei denen mit entsprechenden Mitteln ein gleicher Erfolg zu erzielen sein wird. Einstweilen sind solche aber nicht bekannt, und die Resultate NATHANSOHNS (1900a) bei Marsilea, die Parthenogenese befruchtungsfähiger Eier bei diesem Farn beweisen sollten, haben sich als irrig erwiesen (STRASBURGER 1907). So muß man auf niedere Pflanzen hinweisen, bei denen sich wohl nicht ganz selten Geschlechtszellen ohne Verschmelzung entwickeln können; einen solchen Fall hat z. B. KLEBS (1896) bei Protosiphon näher beschrieben, wo die Entwicklung ohne Kopulation durch hohe Temperatur bewirkt wird. — Drittens endlich wäre die sog. Merogonie zu nennen, die Entwicklung von Eibruchstücken, insbesondere von kernlosen Bruchstücken. So hat WINKLER (1901) bei Cystosira barbata solche befruchtete kernlose Eier in normale Entwicklung treten sehen und es ist kaum daran zu zweifeln, daß sie nur die vom Spermatozoon gebrachten Chromosomen, also die einfache Zahl, besaßen. Ganz sicher ist das der Fall bei BOVERIS (1905) Versuchen mit Seeigeleiern, in denen die Larven sich zwar kleiner, aber durchaus normal entwickelten, obwohl sie dauernd nur die Hälfte der Chromosomen normaler Individuen führten.

Aus alledem folgt, daß die Auslösung der Entwicklung bei der Befruchtung ein Reizvorgang ist, den wir durchaus der Einwirkung von Aether auf ruhende Knospen an die Seite stellen können. Solche Entwicklungsreize haben wir früher schon genügend kennen gelernt, so daß wir uns hier darauf beschränken können, einige Beispiele anzuführen, daß gerade von Pollenschläuchen solche Reize ausgehen, die mit der eigentlichen Befruchtung, d. h. der Verschmelzung der zwei Sexualzellen, gar nichts zu tun haben. Das bekannteste Beispiel liefern uns die Samenknospen der Orchideen, die nur ausgebildet werden, wenn Pollenschläuche auf der Narbe keimen. Dieser zweifellos chemische Reiz kann nach STRASBURGER (1886) auch durch Pollenschläuche von Fritillaria persica und nach TREUB (1882) bei einer tropischen Orchidee auch durch gewisse Insekten bewirkt werden. Aber auch auf die Ausbildung der Früchte hat das Keimen der Pollenschläuche eine anregende Wirkung. Diese äußert sich namentlich bei gewissen Kulturpflanzen, die, etwa wie die Korinthen oder die Sultaninen, keine Samen produzieren, weil ihre Samenknospen degeneriert sind. Werden nun die Narben solcher Pflanzen gar nicht bestäubt, so fallen die Fruchtknoten ab; eine Bestäubung mit Pollen aber bewirkt hier ohne „Befruchtung" lebhaftes Wachstum (MÜLLER-THURGAU 1898; vgl. auch NOLL 1902).

Seit kurzem wissen wir, daß bei den Phanerogamen nicht nur die eine, mit dem Ei verschmelzende, sondern auch die zweite im Pollenkorn enthaltene Spermazelle in den Embryosack übertritt;

dort vereinigt sie sich mit den zwei Polkernen, worauf diese dann erst dem Endosperm Entstehung geben (NAWASCHIN 1898, GUIGNARD 1899). Ueber die Bedeutung, welche dieser zweiten Befruchtung in phylogenetischer Hinsicht zukommen mag, haben wir hier nicht zu diskutieren. Wir führen die Tatsache nur an, weil es sich vermutlich auch hier um die Aufhebung einer Entwicklungshemmung handeln dürfte. Wahrscheinlich sind alle im Embryosack enthaltenen Kerne ohne einen bestimmten Reiz entwicklungsunfähig. Es bedarf aber zu ihrer Aktivierung durchaus nicht immer einer Kernverschmelzung. Es gibt eine ganze Reihe von Pflanzen, bei welchen der Embryo wie bei manchen apogamen Farnen nicht aus der Eizelle, sondern aus benachbarten Zellen hervorgeht (vgl. ERNST 1901), z. B. aus den Synergiden, den Antipoden oder gar aus den Zellen des Sporangiums außerhalb der Spore (Nucellus); besonders im letzteren Fall ist eine Verschmelzung mit einer Spermazelle vollkommen ausgeschlossen. Eines bestimmten äußeren Reizes zur Ausbildung solcher Adventivembryonen bedarf es aber in vielen Fällen doch. Bei Nothoscordum fragrans z. B. treten die Adventivembryonen erst dann auf, wenn die Eizelle normal befruchtet ist. Eine Nachuntersuchung wäre freilich nach den neuesten Erfahrungen dringend nötig, um so mehr, als ja andere solche Adventivembryonen (Caelebogyne ilicifolia [STRASBURGER 1878], vielleicht auch Euphorbia dulcis [HEGELMAIER 1901]) bestimmt ohne jede Einwirkung eines Pollenschlauches oder gar einer Spermazelle zustande kommen.

Die angeführten Beispiele von Adventivembryonen sind übrigens auch noch von einem anderen Gesichtspunkt aus interessant. Es zeigt sich nämlich, daß alle Zellen, die im Embryosack enthalten sind oder in ihn hineingelangen, die gleiche Form annehmen wie der „normale“ Embryo. Es muß also die Embryosackzelle einen diesbezüglichen Reiz auszuüben imstande sein (JUEL 1900a, STRASBURGER 1878).

Doch kehren wir jetzt zu den Erscheinungen der normalen Befruchtung zurück. Wir wissen, daß die Eizelle eines Entwicklungsreizes bedarf, und wir können vermuten, daß auch die Spermazelle für sich allein, vielleicht nur weil ihr das nötige Protoplasma fehlt, vielleicht auch aus anderen Gründen, nicht entwicklungsfähig ist. — Nunmehr aber haben wir eine Frage von fundamentaler Wichtigkeit aufzuwerfen: *Weshalb sind eigentlich die beiden Geschlechtszellen für sich allein nicht entwicklungsfähig? Tritt ihre Entwicklungshemmung aus inneren Gründen ein? Ist sie eine Alterserscheinung, und ist die Verschmelzung als ein Verjüngungsprozeß aufzufassen?* Letzteres ist oft behauptet worden, und doch dürfte es nicht zutreffen; aber freilich scharfe Argumente gegen diese Auffassung lassen sich nicht anführen. Wir begnügen uns deshalb mit dem Hinweis auf das, was früher gegen die Notwendigkeit einer Verjüngung gesagt wurde, und fügen hinzu, daß der Modus derselben doch ein sehr eigenartiger wäre. Denn es ist wirklich nicht einzusehen, wie durch Verschmelzung zweier greisenhafter Organismen ein jugendlicher entstehen sollte; mit dem gleichen Rechte könnte man doch auf eine Vermehrung der senilen Degeneration durch die Kopulation schließen. Wenn wir also der Verschmelzung eine passendere Deu-

können, dann werden wir die Vorstellung von einer durch
n „Verjüngung" gern aufgeben.
ndere Deutung hat sich uns nun in den letzten Jahren
r und mehr aufgedrängt, und es herrscht jetzt eigentlich
he Uebereinstimmung bei zahlreichen Forschern darüber,
schmelzung zweier Zellen im Befruchtungsakte in erster
ine Kombination der Eigenschaften zweier Organismen
Bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, z. B. durch
er Algen und Pilze, löst sich eine Zelle von der Mutter-
aus der sich ein neuer Organismus aufbaut; dieser hat
Eigenschaften wie der elterliche. Die Spore überträgt
genschaften des Elters auf das Kind, das letztere erbt
en Eigenschaften. Wenn nun in zwei Pflanzen oder in
n einer Pflanze Differenzen irgend welcher Art bestehen,
— wenigstens unter gewissen Umständen — diese Dif-
rerbt werden können. Bei der ungeschlechtlichen Fort-
lie wir monogen nennen, können also die individuellen
heiten erhalten bleiben. Nehmen wir nun an, daß auch
hlechtlichen (digenen) Fortpflanzung jede Zelle gewisse
Differenzen ihres Mutterorganismus potentiell in sich trägt,
man sich gewöhnlich ausdrückt, die Anlagen dieser
n in sich hat, so kommen im befruchteten Ei die Anlagen
nismen zusammen und werden gemischt. Deshalb kann
VEISMANN (1892b) die Befruchtung „Amphimixis"
soweit herrscht unter den Autoren eine große Ueber-
, als sie diese Vermischung als den wesentlichsten
er Befruchtung betrachten; ob aber die Bedeutung der
rin zu suchen ist, daß die individuellen Charaktere aus-
werden, oder darin, daß durch Kombination der zwei
neue Charaktere geschaffen werden, darüber wird
ten.
rden alsbald den Versuch machen, diese beiden Möglich-
Näheren zu diskutieren. Zuvor aber wollen wir noch be-
ei einer derartigen Auffassung der Befruchtung auch die
Entwicklungshemmung der Geschlechtszellen ganz von
wünschte neue Deutung erhält. Sie ist als Anpassung
n, die erst die Verschmelzung ermöglicht. Denn
i oder das Spermatozoid sofort nach seiner Bildung sich
uen Zellwand umgäbe und anfinge zu wachsen, dann wäre
Protoplasma- und Kernverschmelzung der beiden Zellen
h.
rfen aber nicht verschweigen, daß die vorgetragene
über das Wesen der Befruchtung nicht auf alle Vor-
die man als Befruchtung zu bezeichnen pflegt. Wenn
r Zelle einer Alge durch Teilung entstandenen Schwärm-
n beim Ausschwärmen aus der Mutterzelle paarweise
so können die individuellen Verschiedenheiten zwischen
rlich so groß sein, daß eine Mischung derselben irgend
hätte. Auch die im Staubblatt und im Fruchtblatt einer
en Blüte entstandenen Geschlechtszellen dürften kaum
individuelle Differenzen in ihren „Anlagen" aufweisen.
ja bekannt, daß zahllose Einrichtungen in den Blüten

eine „Selbstbestäubung“, also die Uebertragung des Pollens auf die Narbe der gleichen Blüte, verhindern und Befruchtung zwischen den Blüten benachbarter Zweige oder gar benachbarter Stöcke herbeiführen (Kreuzbefruchtung; DARWIN 1876). Auch die Gameten eines Gametangiums sollen bei gewissen Algen nicht miteinander verschmelzen (STRASBURGER 1900 b, S. 306). — Es braucht aber der Befruchtung nicht überall die gleiche Bedeutung zuzukommen. Eine besondere und von der Norm abweichende Rolle muß sie z. B. bei solchen Organismen spielen, die wie die Diatomeen aus zwei Schalen bestehen und bei fortgesetzter vegetativer Vermehrung notwendigerweise immer kleiner werden müssen. Hier ist eine Vergrößerung der Zelle die unmittelbare Folge der Befruchtung.

Wenn wir nun der bei der Befruchtung sich vollziehenden Kombination verschiedener Anlagen etwas näher treten wollen, so haben wir die „Physiologie der Vererbung“ zu behandeln; wir haben zu untersuchen, welche Eigenschaften des Vaters und welche der Mutter sich in dem Kind finden. Um das studieren zu können, müssen wir zwei Individuen kreuzen, die deutliche Differenzen zeigen. Derartige Versuche auszuführen, dürfte aber sehr schwierig sein, weil die individuellen Merkmale bei Pflanzen nicht sehr groß sind. Deshalb müssen wir einen Schritt weiter gehen und die Kreuzungen zwischen verschiedenen Sippen (Rassen, Varietäten, Arten) studieren, die untereinander schon leichter faßliche Unterschiede aufweisen. Ueber solche Kreuzungen liegt eine umfangreichere Literatur vor. Die Sippen selbst betrachten wir als gegeben, — über ihre Entstehung handelt die folgende Vorlesung — und wir besprechen also hier nur den Erfolg ihrer Kreuzung, die Bildung der Bastarde.

Soweit bekannt, hat zum erstenmal 1717 THOMAS FAIRCHILD in England aus gärtnerischen Gründen einen Bastard hergestellt, indem er die Narben von Dianthus caryophyllus mit Pollen von D. barbatus bestäubte. Von Männern der Wissenschaft hat wohl LINNÉ aus Tragopogon pratensis ♀ und porrifolius ♂ zum erstenmal einen Bastard erzogen, während dann KOELREUTER (1761) Bastardierungsversuche im großen anstellte und jahrelang verfolgte. Ihm waren die Bastarde interessant, weil sie die Sexualität im Pflanzenreich, die so oft angezweifelt wurde, fest begründeten. Sein erster Bastard Nicotiana rustica ♀ + paniculata ♂ blühte im Sommer 1761. Seitdem sind ungezählte Bastarde zu wissenschaftlichen und gärtnerischen Zwecken gezüchtet, zahllose auch spontan wachsend aufgefunden worden. Irgend welche Gesetzmäßigkeiten schienen diese, 1881 von FOCKE zusammengefaßten Studien nicht zu ergeben. Solche wurden erst entdeckt, als man, dem Vorgang GR. MENDELS (1866, 1870) folgend, anfing, die ganze Progenies eines Bastards statistisch zu untersuchen. MENDELS fast völlig in Vergessenheit geratene umfangreiche Versuche wurden 1900 fast gleichzeitig von DE VRIES, CORRENS und TSCHERMAK wieder ans Licht gezogen, und seine Hauptresultate sind durch diese Forscher glänzend bestätigt worden. Seitdem sind in 6 Jahren zahllose Untersuchungen entstanden, über die mehrfach zusammenfassend berichtet wurde (CORRENS 1901a, 1903, 1905b; DE VRIES 1903; BATESON 1907). Es ist eine neue Wissenschaft entstanden, die Zoologie und Botanik verbindet. Ihre Resultate im einzelnen zu verfolgen, wird nur noch wenigen Fachgenossen mög-

lich sein, und so wird es uns gestattet sein, uns hauptsächlich an den Vortrag von C. CORRENS (1905b) zu halten.

Man kann nicht zwei beliebige Pflanzen zu einem Bastard vereinigen. Die Befähigung, Bastarde zu bilden, kommt nur nahe verwandten Pflanzen zu; nur selten gelingt es, zwei unter verschiedene Gattungen gestellte Arten zu verbinden, ungleich häufiger sind die Artbastarde, und im allgemeinen gelingt die Bastardierung um so leichter, je näher verwandt die Pflanzen sind. Doch läuft die Bastardierungsfähigkeit keineswegs mit der systematischen Verwandtschaft parallel. Das geht auf das schlagendste daraus hervor, daß es in bestimmten Fällen gelingt, den Bastard A ♀ + B ♂ herzustellen, wenn das Gegenstück B ♀ + A ♂ nicht erzielbar ist; so kann Mirabilis Jalapa ♀ leicht durch longiflora ♂ befruchtet werden, während umgekehrt die Befruchtung von longiflora durch Jalapa noch niemandem gelungen ist. Eine solche Tatsache erscheint auf den ersten Blick ziemlich unverständlich. Bedenkt man aber, daß das Gelingen einer Bastardierung nicht nur von der Fähigkeit der betreffenden Sexualzellen, miteinander zu verschmelzen, abhängt, sondern daß vor allen Dingen einmal diese Zellen einander genügend nahe rücken müssen, so sieht man leicht ein, wie ein derartiges Vorkommnis möglich wird. Die Pollenschläuche finden im Griffel ein Substrat von einer chemischen Beschaffenheit, die noch nicht genau bekannt ist und die wir künstlich bisher nicht nachahmen können. Wir können uns aber sehr gut vorstellen, daß die Pollenkörner bald mehr, bald weniger an die Bedingungen gebunden sind, die in dem arteigenen Griffel herrschen. Die Pollenschläuche von longiflora passen sich also mit anderen Worten leicht an den Griffel von Jalapa an, während die umgekehrte Anpassung nicht gelingt (vgl. JOST 1907).

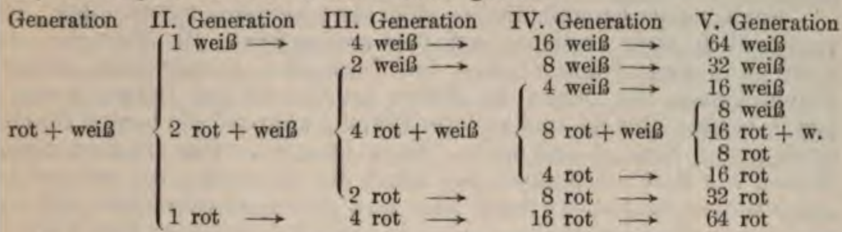
War die Bastardbefruchtung erfolgreich, so bilden sich Samen, die in Form, Farbe und Größe den normalen Samen der Mutterpflanze gleichen, und auch die Früchte werden von der männlichen Pflanze nicht beeinflußt. Eine Veränderung kann nur dort eintreten, wo der Inhalt des Pollenkornes unmittelbar zur Einwirkung gekommen ist, genauer gesagt da, wo die beiden Spermazellen mit Zellen des Embryosackes verschmolzen sind, also im Endosperm einerseits (CORRENS 1901b.), im Embryo und der aus ihm hervorgehenden Pflanze andererseits. Wir müssen hier von der Betrachtung der Bastard*endosperme* absehen und uns auf die Bastard*pflanzen* beschränken.

Wenn zwei Sippen, die gekreuzt werden, sich nur in einem einzigen Merkmal unterscheiden, so sollte man glauben, der Bastard müsse in diesem Punkt eine Mittelstellung einnehmen; dies ist aber in der Regel *nicht* der Fall. Als MENDEL eine weißblütige Erbse mit einer rotblütigen kreuzte, war der Bastard nicht etwa rosa, sondern rot. Wie wir noch sehen werden, ist aber die Anlage für weiß nicht verschwunden, sie ist nur durch die andere an der Wirkung verhindert; deshalb nennen wir mit MENDEL rot *dominierend*, weiß *rezessiv*. Wenn ein solches *Dominieren* einer Anlage über die andere auch so häufig ist, daß man von einer „*Prävalenzregel*" reden kann, so ist es doch nicht so generell, wie man zunächst glaubte (CORRENS 1903). Wir kennen Fälle, in denen die eine Anlage die andere nur etwas hemmt, ohne sie zu unterdrücken und wir kennen Bastarde, in denen beide Anlagen gleichmäßig aktiv

sind, so daß Mittelbildungen zwischen beiden Eltern zustande kommen. Außerdem können aber auch die einzelnen Individuen einer Bastardverbindung differieren, einzelne können mehr dem Vater, andere mehr der Mutter gleichen, und endlich können am Einzelindividuum verschiedene Partien sich ungleich verhalten, so daß die eine väterliche, die andere mütterliche Eigenschaften zur Schau trägt. Im letzteren Fall spricht man von Mosaikbastarden, und schon NAUDIN (1862) hat Beispiele für sie gefunden, so bei dem Bastard von Datura laevis ♀ + Stramonium ♂, der neben solchen Früchten, die durch kleinere Stacheln die Mitte zwischen der großstachligen Stramonium und der stachellosen laevis halten, auch andere trägt, die einseitig kahl, anderseitig stachlig sind. — Um auch ein Beispiel für „Mittelbildung“ zu geben, teilen wir mit, was KOELREUTER von dem „ersten botanischen Maulesel“, der Bastardpflanze von Nicotiana rustica ♀ + paniculata ♂ schreibt: „Ich wurde mit vielem Vergnügen gewahr, daß sie nicht nur allein in der Ausbreitung der Aeste, in der Lage und Farbe der Blumen überhaupt, grade das Mittel zwischen den beyden natürlichen Gattungen hielten, sondern daß auch bey ihnen insbesondere alle zur Blume gehörigen Theile, die Staubkölbchen allein ausgenommen, gegen eben dieselben von den beyden natürlichen gehalten, eine fast geometrische Proportion zeigten.“ Auch die Floristen lassen sich beim Aufsuchen von Bastarden stets von dem Gesichtspunkt leiten, diese müßten Mittelbildungen zwischen den Stammarten sein.

Zum Studium der Bastarde zweiter Generation, also der Pflanzen, die aus den selbstbefruchteten Bastarden erster Generation hervorgehen, wählen wir einen Erbsenbastard, der aus weiß- und rotblühenden Rassen entstanden ist, und wie wir sahen, rot blüht. Ganz anders sieht die zweite Generation aus; neben vielen rotblütigen treten auch weißblütige Pflanzen auf. Eine Zählung ergibt, daß 25 weißblütige auf 75 rotblütige Pflanzen entfallen. Die Nachkommen der weißblütigen Pflanzen bleiben nun alle weiß, die der rotblütigen dagegen bleiben zu $^1/_3$ dauernd ungeändert (rot), zu $^2/_3$ aber zerspalten sie sich in 25 Proz. weiße und 75 Proz. rote. Zur Erklärung dieses höchst eigenartigen Verhaltens machte schon MENDEL (1866) die Annahme, der Bastard bilde zweierlei Fortpflanzungszellen, solche mit Anlagen für rote und solche mit Anlagen für weiße Blüten, und zwar beiderlei Arten in gleicher Zahl. Dann werden ebenso häufig zwei Sexualzellen mit gleichen Anlagen als solche mit ungleichen Anlagen aufeinander treffen. Bei 100 Befruchtungen treffen 50mal gleiche Anlagen aufeinander, also 25mal Anlage für weiß mit weiß, 25mal rot mit rot, und 50mal treffen sich ungleiche Anlagen; ob dann rot mit rot zusammenkommt, oder mit weiß, ist gleichgültig; da rot dominiert, müssen (50 + 25 =) 75 Proz. der zweiten Generation rot blühen, und nur die 25 Proz., in denen weiß mit weiß zusammentraf, blühen weiß. Diese 25 Proz. haben aber ein für allemal die Fähigkeit verloren, rote Blüten zu bilden, und darin liegt der Beweis, daß die Sexualzellen des Bastardes nur e i n e Art von Anlagen enthalten, während in der vegetativen Zelle beiderlei Anlagen vorhanden waren. Es tritt also bei der Bildung der Sexualzellen eine „S p a l t u n g“ der Anlagen ein. Unter den 75 rotblühenden haben dann 25 n u r die Anlage für rot; sie unterscheiden sich von den 50 anderen, die daneben auch weiß führen, erst bei der Geschlechtszellenbildung; denn die

5 bilden nur einerlei Geschlechtszellen, die 50 aber spalten ieder. Nehmen wir an, jede Pflanze bringe nur vier Nachkommen ervor, so können wir folgende Uebersicht über das Zahlenverhältnis wischen den Exemplaren mit weißen, roten und gemischten (rot + eiß) Anlagen in fünf Generationen geben:



Generation	II. Generation	III. Generation	IV. Generation	V. Generation
	1 weiß ⟶	4 weiß ⟶	16 weiß ⟶	64 weiß
		2 weiß ⟶	8 weiß ⟶	32 weiß
			4 weiß ⟶	16 weiß
				8 weiß
rot + weiß	2 rot + weiß	4 rot + weiß	8 rot + weiß	16 rot + w.
				8 rot
			4 rot ⟶	16 rot
		2 rot ⟶	8 rot ⟶	32 rot
	1 rot ⟶	4 rot ⟶	16 rot ⟶	64 rot

Man ersieht also, daß das Merkmal „weiße Blüte“, das in der rsten Generation verschwunden zu sein scheint, in der zweiten schon it 25 Proz. wieder auftritt und nun rasch zunimmt, so daß schon der fünften Generation fast kein Unterschied mehr in der Zahl er Exemplare mit weißen und roten Blüten besteht. Diese sog. Spaltungsregel“ hat eine weite, aber keine allgemeine Gültigkeit. ielleicht gilt sie mehr bei Bastarden zwischen nahverwandten ippen als bei Artbastarden. Die Spaltung kann in einem Merkmal ntreten, wenn sie in einem anderen vermißt wird, und es kann paltung erfolgen, sowohl in den Merkmalen, bei denen die Präalenzregel gilt, als auch bei anderen, die zu einer Mittelbildung ihren.

Im letzteren Fall sind die Folgen der Spaltung sogar ganz bended instruktiv. Kreuzt man eine weißblütige Mirabilis Jalapa mit ner rosablütigen, so hat der Bastard hellrosa Blüten. In der veiten Generation aber zeigen 25 Proz. der Blüten rein weiße, 5 Proz. rosa und 50 Proz. hellrosa Blüten. Man kann also hier ich äußerlich die Individuen, die noch Bastarde sind und die weiter alten, von denen unterscheiden, die zu den reinen Sippen zurückkehrt sind.

Außer der Prävalenzregel und der Spaltungsregel hat MENDEL ich ein drittes und sehr wichtiges Ergebnis erhalten, das man als esetz der „Selbständigkeit der Merkmale“ bezeichnen kann. Es igt sich, wenn die beiden gekreuzten Sippen in mehr als einem erkmal differieren. Besitzt z. B. die weißblütige Erbse gelbe, die tblütige grüne Kotyledonen, so ist die Farbe der Bastardkotyledonen elb. Daraus ersieht man, daß nicht einfach die eine Art mit der deren einen Kampf um die Prävalenz führt, sondern daß die einlnen Eigenschaften diesen Kampf kämpfen, und daß in einem erkmal die eine, im anderen die andere siegt. Demnach muß auch r jedes Merkmal der Pflanze eine distinkte Anlage im Keim gerdert werden und wir können uns nicht damit begnügen, eine „speische Struktur“ in einer Sippe anzunehmen, aus der ihre verschienen Eigenschaften folgen.

Aus dem Gesetz der Selbständigkeit der Merkmale läßt sich weiter tnehmen, daß bei eintretender Spaltung in der zweiten Generation ch Formen auftreten müssen, die eine Kombination von Eigenaften haben, die den ursprünglichen Sippen fremd war. Es müssen B. weißblütige Erbsen mit grünen, rotblütige mit gelben Kotyle-

donen auftreten. Unterscheiden sich die Eltern in mehr als zwei Eigenschaften, so nimmt die Komplikation rasch zu. Correns teilt mit, daß bei zehn verschiedenen Merkmalen die zweite Generation schon mehr als tausenderlei äußerlich verschiedene, und fast 60000 innerlich verschiedene Individuen ergeben muß!

Solche neue Kombinationen sind ohne weiteres verständlich. Unverständlich aber erscheint auf den ersten Blick die Tatsache, daß auch ganz neue Eigenschaften bei Bastarden hervortreten können, Eigenschaften, die keines der Eltern besaß. So hat Datura ferox + laevis braune Stengel und violette Blüten, während die beiden Stammarten grüne Stengel und weiße Blüten besitzen. Der Bastard zweier Rassen von Mirabilis Jalapa, von denen die eine weiße, die andere hellgelbe Blüten besitzt, ist durch hell rosa Blüten ausgezeichnet, die vereinzelt rote Streifen führen. Und in zweiter Generation finden wir im ganzen 11 verschiedene Blüten, die Uebergänge von weiß zu rot oder weiß zu gelb darstellen: Es tritt die betreffende Farbe in einzelnen Streifen auf weißem Grunde auf, sie tritt als reine Gesamtfarbe in heller oder dunkler Nuance auf, oder endlich es finden sich dunkle Streifen auf hellerem Grund. Wenn man nun weiß, daß bei Sippen, die der Prävalenzregel folgen, in der ersten Generation ein Merkmal zwar äußerlich ganz verloren scheint, in der Folge aber dann doch wieder auftritt, so wird man auch im Falle von Mirabilis annehmen dürfen, daß die Anlagen für rot in beiden Formen, der weißen wie der gelben, in latenter Form vorhanden war. Man wird in dieser Ansicht bestärkt, wenn man weiß, daß beide von einer roten Form abstammen. Ebenso sind die obengenannten Daturaarten zweifellos Nachkommen von pigmentführenden Formen. Es sind also, kurz gesagt, atavistische Merkmale, Rückschläge, die wir beobachten (vgl. jedoch Correns 1905a). Die Vermutung liegt aber doch nahe, daß auch neuauftretende Merkmale zuerst in Form von Anlagen erscheinen, und daß diese dann am leichtesten bei einer geeigneten Kreuzung aus dem latenten in den sichtbaren Zustand übergehen könnten.

Die große Mehrzahl der sog. neuen Eigenschaften, die man an Bastarden beobachtet hat, beruht zweifellos auf neuen Kombinationen alter Eigenschaften und auf Aktivwerden atavistischer Anlagen. Andere Unterschiede der Bastarde von ihren Eltern lassen sich kaum als distinkte „Eigenschaften" deuten. So unterscheiden sich die Bastarde häufig durch ihre „Vegetationskraft" von den reinen Rassen. Dieselbe kann geschwächt sein, wenn die Bastarde aus beträchtlich verschiedenen Arten hervorgegangen sind; dann keimen die Samen schlecht und die Pflänzchen sind schwer aufzuziehen. Oder — und das trifft bei Bastarden zwischen näherstehenden Sippen zu — „sie zeichnen sich durch Größe, Schnellwüchsigkeit, frühe Blühreife, Blütenreichtum, längere Lebensdauer, starke Vermehrungsfähigkeit, ungewöhnliche Größe einzelner Organe und ähnliche Eigenschaften aus" (Focke 1881, S. 475). Wenn nun z. B. Datura Tatula ♀ + Stramonium ♂ über 2 m hoch wird, während die Eltern nur ungefähr 1 m Höhe erreichen, so kann man wohl sagen, der Bastard hat ein neues Merkmal; aber es ist doch nur eine quantitative, keine qualitative Veränderung vor sich gegangen, wie man sie auch durch andere Mittel, z. B. gute Ernährung bei der Samenbildung, gute Düngung der Keimpflanze, erzielen kann. Einen ernsthaften

egen den Satz, daß die Bastarde keine neuen Merkmale
wird man also aus der gesteigerten „Vegetationskraft“
g entnehmen, wie aus einer anderen, ebenfalls häufig vor-
ı Eigentümlichkeit, der geringen Fertilität der Bastarde.
rt sich zumeist in schlechtem oder ganz sterilem Pollen; selten
ie Samenknospen unvollkommen ausgebildet. Deshalb kann
ehr vielen Bastarden Früchte und Samen nur dann erhalten,
sie mit dem Pollen einer reinen Sippe bestäubt. Es gibt
rhin eine Reihe von Bastarden, die mit ihrem eigenen
ıen geben, die also völlig fertil sind. Als Extrem von
ind manche Rhododendron-, Epilobium- etc. Bastarde zu
e überhaupt keine Blüten mehr bilden.

vir nun weiter gehen und die Bastarde von einer ganz
ite betrachten, wollen wir noch untersuchen, was aus den
geteilten Resultaten der experimentellen Bastard-
für die Beurteilung der Befruchtungserscheinungen zu ent-
.

unte man zunächst auf das üppigere Wachstum so vieler
inweisen und auf die Erfahrungen Darwins, wonach die
befruchtung erzielten Samen kräftigere Pflanzen geben, als
Selbstbestäubung erhaltenen, und könnte hieraus deduzieren
ß die Befruchtung eben doch eine Auffrischung, eine „Ver-
des Protoplasmas herbeiführe; da läge ja die Annahme
Protoplasma werde ohne eine solche Verjüngung, also bei
egetativer Vermehrung, schließlich altersschwach. So sicher
ıe des kräftigeren Wachstums der Bastarde ist, so unsicher
rauf gegründete Schluß. Niemand hat nachgewiesen, daß
ere Wachstum von dem Verschmelzen der beider-
gen abhängt, von dem doch die Bastardbildung bedingt
will uns fast wahrscheinlicher vorkommen, in demselben
die Entwicklungshemmung des Eies aufhebt, auch die Ur-
kräftigeren Entwicklung des Bastardes zu erblicken. Dieser
ıte in einer löslichen chemischen Verbindung bestehen.
ja seinerzeit Wachstumsförderung durch „Gifte“ besprochen;
Giftwirkung von $CuSO_4$ und anderen Substanzen könnte
in der Tat diese Wirkung der Bastardierung vergleichen,
doch auch hierbei, wie bei den Bastarden, manchmal
it der Hebung des vegetativen Wachstums eine Hemmung
sbildung der Fortpflanzungsorgane (vgl. S. 99). Wenn die
entfernter Sippen ein schwaches Wachstum zeigen, und
noch geringerer Verwandtschaft Bastarde überhaupt nicht
lich sind, und der Pollen einer Sippe die Narbe der anderen
Darwin 1868, II 180), so sind auch das Vorkommnisse,
ftwirkungen hinweisen.

ı dem Wachstumsreiz soll aber die Befruchtung auch eine
on von zwei Protoplasten mit ihren individuellen Anlagen
en. Was lehren in der Beziehung die Bastarde? Zweifellos
, daß eine solche Kombination eintritt; aber sie geben
ufschluß darüber, was die nächste Folge dieser Kombination
n des verschiedenen Verhaltens der Bastarde können
nzelfall nicht sagen, ob bei einer Befruchtung zwischen
iduen eine Mittelbildung entsteht, also die individuellen
n ausgeglichen werden, die Art konstant erhalten

wird, oder ob umgekehrt durch Kombination der Merkmale und Aktivierung latenter Anlagen neue Typen geschaffen und erhalten werden, die Art also vielgestaltiger wird. Vermutlich kommt je nach Umständen beides vor. Da ferner Spaltung zweifellos nicht nur bei Bastarden, sondern auch bei sippengleicher Befruchtung eintreten kann, so besteht die Möglichkeit, daß eine eingetretene Mischung in den Nachkommen wieder in die Bestandteile zerfällt.

Die Vererbung, deren Gesetzmäßigkeit wir an den Bastarden kennen gelernt haben, ist eine Eigentümlichkeit der Organismen, die sich ebenso bei der einfachsten Form der Fortpflanzung, bei der Zweiteilung, wie beim kompliziertesten Sexualakt zeigt. Während sie aber im ersten Fall geradezu als etwas Selbstverständliches gelten kann, ist sie im zweiten höchst wunderbar. Wenn wir die Teilung einer Spirogyrazelle z. B. betrachten, so sehen wir das Protoplasma, den Zellkern, die Chloroplasten, in zwei Hälften zerfallen, und diese Hälften haben die Fähigkeit, zu wachsen. Würden sie bei diesem Wachstum Eigenschaften annehmen, die in der Mutterzelle nicht vorhanden waren, so wäre das gewiß viel auffallender und schwerer erklärlich, als wenn jede Hälfte die Eigenschaften des Ganzen hat, wie es tatsächlich zutrifft. Betrachten wir nun aber eine komplizierte Pflanze, etwa einen Hutpilz, ein Moos, so finden wir da einzelne Zellen (die Sporen) ausgebildet, denen die Fähigkeit zukommt, zu wachsen und eine neue Pflanze zu bilden, die in allen Teilen der alten Pflanze ähnlich ist. Das zwingt uns zu der Annahme: es müssen in der einzelnen Sporenzelle die Anlagen für den ganzen Organismus enthalten sein, und es müssen auch Vorrichtungen getroffen sein, welche dahin wirken, daß diese Anlagen in einer ganz bestimmten für den Organismus charakteristischen Weise zur Entfaltung gelangen. Fassen wir gar die sexuelle Fortpflanzung ins Auge, so haben wir bei den Bastarden mit Sicherheit konstatieren können, daß in beiden Geschlechtszellen Anlagen für einen ganzen Organismus vorhanden sind, und demnach muß die befruchtete Eizelle Anlagen für zwei Organismen enthalten; aber es geht nur ein Organismus aus ihr hervor. Da nun aber in bestimmten Fällen sicher nachgewiesen worden ist, daß die Anlagen nicht etwa nachträglich verschmelzen, so kommen wir zu der Vorstellung, daß in jeder geschlechtlich erzeugten Pflanze zahlreiche Anlagen nicht zur Entfaltung kommen, latent bleiben.

Die Erscheinungen der Regeneration zeigen uns dann weiter, daß nicht nur die Fortpflanzungszellen, sondern fast alle Zellen, ja wir können sagen, ursprünglich alle Zellen alle Anlagen des Organismus in sich führen. Da drängt sich ganz von selbst die Frage auf, was sind eigentlich die Anlagen und wo sind sie zu suchen.

Wir haben bisher das Wort „Anlage" benützt als einen kürzeren Ausdruck für die Tatsache, daß die Pflanze eine ganz bestimmte Entwicklungsfähigkeit hat. Wir haben uns nicht etwa vorgestellt, wie das der Ausdruck „Anlage" mit sich bringen könnte, daß das betreffende Merkmal in mikroskopischer oder ultramikroskopischer Größe in der Pflanze bereits vorhanden sei. Seit langer Zeit hat man aber das Bedürfnis gefühlt, sich eine nähere Vorstellung über die Natur der Anlagen zu machen (vgl. Delage 1895) und in neuerer

eit haben insbesondere die Hypothesen, die sich auf Tatsachen der istologie stützen, sehr an Boden gewonnen. Allen diesen Hypoiesen ist gemeinsam, daß sie einen bestimmten Teil der Zelle als iaterielles Substrat, als Sitz der Vererbung annehmen. War es ıfangs (HAECKEL 1866, STRASBURGER 1884, DE VRIES 1889) der ern im ganzen, dem diese Funktion zugeschrieben wurde, so hat ian später immer mehr einen Teil davon, die Chromosomen, in Anıruch genommen. Man nimmt an, die Chromosomen seien dauernde rgane des Kernes, die sich nur durch Längsteilung vermehren. ei der Befruchtung kommt die gleiche Anzahl von Chromosomen on der Vater- und von der Mutterseite her zusammen, wodurch rklärt wird, daß beide Eltern gleichen Einfluß auf die Gestalt es Kindes haben können. Während des ganzen vegetativen Lebens ines Organismus bestehen dann seine Keime immer zur Hälfte aus äterlichen, zur anderen Hälfte aus mütterlichen Chromosomen, und rst vor der Bildung neuer Geschlechtszellen am Anfang der Reuktionsteilung erfolgt paarweise Verschmelzung homologer Chromoomen, nach welcher von neuem Längsspaltung erfolgt. Die Verchmelzung soll nun einen Austausch der kleinsten Träger der Einzelnlagen ermöglichen, und die erneute Längsspaltung soll dann die rundlage für das Spaltungsgesetz abgeben.

Diese kurzen Andeutungen müssen hier genügen, weiteres findet er Leser, der sich für derartige Dinge interessiert, in STRASBURGERS chrift (1905 b). Wie man sieht, handelt es sich um zweifellos sehr eistreiche Ausdeutungen karyologischer Beobachtungstatsachen. em Physiologen aber erscheint an dieser ganzen neuesten Entwicklung er Wissenschaft mehreres bedenklich. Zunächst einmal haben die eobachtungen über die Vorgänge im Kern bis in die letzten Jahre ehr schwankende Resultate zutage gefördert. Wenn in der letzten eit diese konstanter geworden sind, so ist zu bedenken, daß diese onstanz unter dem Banne einer erst zu beweisenden Hypothese einetreten ist: Es erscheint nicht ausgeschlossen, daß wir über kurz der lang andere Darstellungen über die Reduktionsteilung erhalten, ls sie jetzt üblich sind. In Anbetracht der großen Schwierigkeiten es Gegenstandes wäre das auch ganz begreiflich. Neben der Uncherheit des karyologischen Tatbestandes kommt dann die Unsichereit der Deutung. Ob wirklich die Vererbung so ausschließlich mit em Kern, speziell mit den Chromosomen zusammenhängt, das wissen ir nicht. Es gibt mehrere Gründe, die für eine Beteiligung des rotoplasmas an der Vererbung sprechen. Es fehlt eben auf diesem anzen Gebiete am Experiment; die Deutungen erwägen einseitig ewisse einfache Möglichkeiten, ohne andere auszuschließen. So hat iese ganze Richtung, trotz des großen Interesses, das sie erregt, och keinen Anspruch auf ausführliche Behandlung in einer Darellung der Physiologie. Indem wir also auf die Spezialliteratur vereisen, die man in den schon zitierten Schriften STRASBURGERS 1905 a, 1905 b, 1907) findet, wollen wir nur einen der Gründe vorihren, die dagegen sprechen, daß nur der Kern Träger der Verrbung sei; wir tun das, weil wir dabei neue, wichtige Tatsachen ennen lernen.

Es ist oben erwähnt worden, daß bei Bastarden eventuell in inzelnen Teilen des Individuums die Entscheidung fällt, ob die äterliche oder die mütterliche Anlage in Erscheinung tritt. Man

kann aber nicht annehmen, daß im einzelnen Zweig nur eine Anlage vorhanden sei, vielmehr müssen alle Zellen eines solchen Mosaikbastardes die väterlichen und die mütterlichen Anlagen führen, da nach der Chromosomentheorie nur bei der Reduktionsteilung, d. h. bei der Bildung der Geschlechtsorgane, eine Spaltung eintreten kann. — Nun gibt es aber eine Pflanze, die zweifellos ein Bastard zwischen Cytisus Laburnum und purpureus ist, und die im wesentlichen eine Mittelbildung zwischen den beiden Stammarten ist. Bei diesem Cytisus Adami finden sich außerordentlich häufig Zweige, die völlig die Eigenschaften von Laburnum angenommen haben, seltener treten purpureus-Triebe auf (vgl. die Abbildg. in STRASBURGER, NOLL etc., Lehrb. d. Bot., 8. Aufl. S. 268). Diese Rückschläge sind aber wirkliche Spaltungen; die Laburnumzweige sind völlig fertil (während Adami steril ist) und aus ihren Samen erwächst reines Laburnum ohne jede Andeutung von Adami oder purpureus. Nun kann nicht wohl der betreffende Rückschlagszweig mit einer Reduktionsteilung zusammenhängen, so daß also Spaltungen offenbar auch unabhängig von Reduktionsteilungen auftreten können. Wir müssen aber noch weiter gehen und sagen, die Rückschläge zeigen hier überhaupt keine Beziehung zu Kern und Zellteilung. Denn gelegentlich bemerkt man, daß nur eine Längshälfte einer Knospe zurückschlägt. Dann hat der aus ihr hervorgehende Zweig halbseits Laburnum, halbseits Adami-Charakter, und es fällt dabei die Grenze zwischen beiden mitten in ein Blatt oder eine Blüte (BRAUN 1851). In solchen Fällen ist es ganz klar, daß die Spaltungen nicht auf die Derivate einer Zelle beschränkt sind, sondern in vielen Zellen gleichmäßig auftreten (BEIJERINK 1901). Somit wäre konstatiert, daß die Verteilung von Anlagen auf die Zellen nicht an die Kernteilung geknüpft ist.

Die Entstehung unseres Cytisus Adami ist dunkel. Seit seiner ersten Darstellung durch ADAM ist es nicht gelungen, den Bastard neu herzustellen. Man weiß nicht, ob er ein gewöhnlicher Bastard ist oder ein sog. Pfropfhybrid, d. h. ein Bastard, der einer vegetativen Verwachsung der zwei Eltern entspringt. Da es durchaus nicht gelingen will, solche Pfropfhybriden zu erziehen (VOECHTING 1892), so glaubte man, ihre Existenz leugnen zu sollen. Nun hat aber KÖHNE (1902) die Aufmerksamkeit auf einen in Bronvaux entstandenen Hybriden zwischen Crataegus und Mespilus gelenkt, der nahe der Verwachsungsstelle des Mespilusreises an der Crataegusunterlage entstanden ist. Daß es sich hier um einen wirklichen Pfropfhybriden handelt, kann nach den eingehenden Studien NOLLS (1905) kaum noch in Zweifel gezogen werden. NOLL nimmt an, daß die betreffende Knospe, aus der der Bastard sich gebildet hat, auf eine Verschmelzung zweier vegetativer Zellen zurückzuführen sei, die zufällig in dem Callus eingetreten sei. Nun sind Uebertritte von Kernen von einer Zelle zur Nachbarzelle durch MIEHE (1901), KÖRNICKE (1901) und NEMEC (1904) bei anderen Objekten nachgewiesen worden, wo sie nach gewissen Eingriffen häufig auftreten. Ohne solche Eingriffe aber finden sie sich bei gewissen apogamen Farnprothallien (FARMER und DIGBY 1907), und hier folgt auf den Kernübertritt Kernverschmelzung und auf diese die Bildung eines Farnsporophyten. Demnach darf man wohl nicht daran zweifeln, daß auch im Callus zweier Pfropfsymbionten gelegentlich eine solche Verschmelzung eintreten und so die Ausbildung eines

vegetativen Bastardes erfolgen kann. Gerade weil da so viele Zufälligkeiten mitspielen, müssen die Pfropfhybriden so selten sein.

Die Bastarde von Bronvaux (vg. NOLL 1905) unterscheiden sich nun in zwei Punkten von den gewöhnlichen sexuell erzeugten Bastarden. Erstens zeigen sie in ähnlicher Weise Spaltungen wie Cytisus Adami, und zweitens sind die drei an dem Callus aufgetretenen Sprosse unter sich verschieden, wiewohl sie alle in ihren Merkmalen zwischen den Eltern stehen. Besonderes Interesse beansprucht einer von ihnen (Forma Jouini NOLL), der zunächst ganz Weißdorncharakter hatte und erst allmählich die Bastardform annahm. Das zeigt, daß die Anlagen für ein Merkmal offenbar auch nach der Fertigstellung der Zellen in diese kommen können. Dann müssen sie aber auch vom Kern unabhängig sein. Man kann sich wohl vorstellen, daß Protoplasmateilchen durch die Plasmabrücken von Zelle zu Zelle wandern und so Veranlassung zur Uebertragung von Eigenschaften werden. — Daß die Kerne bei den Pfropfhybriden für die Eigenschaftsübertragung ohne Bedeutung sind, das ergeben auch die histologischen Untersuchungen von STRASBURGER (1905a) an Cytisus Adami, von NOLL (1905) an Crataego-Mespilus; in beiden Fällen haben die Bastarde nicht die doppelte Chromosomenzahl wie die Eltern, was doch bei Kernverschmelzung zu erwarten wäre (vgl. aber NOLL 1905, S. 19).

Von einem eingehenden Studium der Pfropfhybriden, vor allem von dem Gelingen ihrer experimentellen Herstellung, können wir noch eine außerordentlich weitgehende Einsicht in Vererbungsfragen erwarten. Im Augenblick sind der bekannten Daten noch zu wenig, um eine sichere Beurteilung zu ermöglichen. Und so möchten wir zum Schluß noch hervorheben, daß es wohl möglich ist, daß ihre hier vorgenommene Verwertung gegen die „Chromosomentheorie der Vererbung" nicht ganz außer Zweifel steht. Es haben, wie STRASBURGER (1907) mit Recht hervorhebt, eine große Menge von Erscheinungen, die zunächst gegen diese Hypothese zu sprechen schienen, bei ihrer genaueren Untersuchung gerade im Gegenteil eine glänzende Bestätigung für sie geliefert. So könnte es auch mit den Pfropfhybriden kommen.

Vorlesung 30.

Variation und Artbildung.

In der letzten Vorlesung haben wir uns mit den Bastarden beschäftigt, um Einblick in das Wesen der Befruchtung zu gewinnen. Die angeführten Tatsachen hatten aber auch noch ein weitergehendes Interesse, indem sie zu Fragen nach der Vererbung der Eigenschaften bei der Fortpflanzung führten. Es konnte gezeigt werden, daß mit der Bastardierung eine erbliche Uebertragung der Eigenschaften zweier Organismen gegeben ist, die sich darin äußert, daß sich der Nachkomme in seinem Aussehen von beiden Eltern unterscheidet. Wenn auch vielfach die so erzielten Abänderungen keine dauernden

sind, weil entweder die besprochene „Spaltung“ eintritt, oder weil viele Bastarde steril sind und überhaupt keine Nachkommen erzeugen, so sind doch andrerseits Bastarde künstlich gezogen und in der Natur beobachtet, die bei völliger Fruchtbarkeit die Abweichung von den elterlichen Typen dauernd erhalten. Es sind also mit anderen Worten durch Bastardierung neue pflanzliche Formen, neue Arten entstanden. Zweifellos ist aber die Bastardierung nicht die einzige Quelle der Artbildung; ihre anderen Ursachen zu untersuchen, wird jetzt unsere Aufgabe sein.

Damit kommen wir auf ein Problem zu sprechen, das seit Mitte des vorigen Jahrhunderts im Zentrum der biologischen Forschung steht. Eine erdrückende Menge von Beobachtungstatsachen aus den Gebieten der Zoologie, Botanik und Paläontologie hat die Biologen zu der Annahme gezwungen, daß die Arten, die gegenwärtig unsere Erde bewohnen, aus andersgestalteten, früher existierenden hervorgegangen sind, daß also umfassende „Variationen“ der Arten stattgefunden haben. Man nennt diese Annahme kurz die Abstammungs- oder Deszendenztheorie, und es ist bekanntlich das unsterbliche Verdienst CH. DARWINS, diese Theorie zur allgemeinen Anerkennung gebracht zu haben, was den älteren Verfechtern derselben nicht geglückt war. Die Tatsachen, auf die sich die Deszendenztheorie stützt, sind vorzugsweise der Morphologie oder der Systematik entnommen; daneben haben auch die Erfahrungen der Gärtner und Landwirte eine große Rolle gespielt. Die Pflanzenphysiologie aber hat sich nur ausnahmsweise mit diesem Problem beschäftigt; erst in neuerer Zeit bricht sich die Erkenntnis Bahn, daß sie in erster Linie berufen ist, durch experimentelle Studien einzugreifen, und es ist eigentlich selbstverständlich, daß sie allein das Wort erhält, wenn es sich darum handelt, die näheren Umstände — das Wie? und das Weshalb? — der Veränderung der Arten zu beleuchten. Freilich können Experimente nicht dartun, wie die gegenwärtig existierende Pflanzenwelt entstanden ist; das bleibt eine historische Frage, deren Lösung wohl nie über die allerrohesten Prinzipien hinausgelangen wird, da eben die dazu nötigen historischen Dokumente nur in geringen Bruchstücken auf uns gelangt sind. Aufgabe der Physiologie muß es sein, die Veränderungen an der jetzt lebenden Pflanzenwelt zu studieren, ihren Umfang festzustellen und ihre Ursachen zu erforschen. Ist das geschehen, dann wird man auch Rückschlüsse auf die Vorgänge in früheren Erdperioden machen können, und es wird Physiologie und Systematik in dieser Frage mit vereinten Kräften arbeiten.

Obwohl nun zurzeit die Tatsachen physiologischer Natur auf diesem Gebiete noch recht spärlich sind, so fordert doch die große Wichtigkeit des Gegenstandes eine kurze Behandlung in einer Physiologie des Formwechsels. Und bei der maßgebenden Bedeutung, die CH. DARWIN in deszendenztheoretischen Fragen beanspruchen kann, wird es am passendsten sein, von den Vorstellungen auszugehen, die er sich über die Entstehung der Arten gebildet hat. Da es sich aber um Gedanken handelt, die schon in breite Schichten des Volkes eingedrungen sind, so können wir uns sehr kurz fassen.

DARWIN (1860) vergleicht die Entstehung der Arten in der Natur mit der der Rassen in der Kultur. Die Züchtung der Rassen geht von der Variation der Individuen aus, also von der Tatsache, daß die Nachkommen eines Organismenpaares nicht alle gleich

sind; diese Variation ist durch Beobachtung festgestellt. Der Züchter verwendet zur Fortpflanzung nur solche Organismen, die eine bestimmte, gewünschte Eigenschaft besitzen, und er erwartet, daß diese auf ihre Nachkommen übertragen wird. Das Auftreten der Variationen und ihre Vererbung hängt dabei ganz von der Natur ab, Sache des Züchters ist die sorgfältige Auswahl (künstliche Zuchtwahl) der zur Fortpflanzung bestimmten Individuen. Einen Vorgang, der der zielbewußten Tätigkeit des Züchters entspricht, findet nun aber DARWIN auch in der Natur. Es werden ja von jedem einzelnen tierischen, wie pflanzlichen Organismus so viele Nachkommen erzeugt, daß stets nur ein Bruchteil derselben die nötigen Existenzbedingungen finden kann; die anderen werden im „Kampf ums Dasein vernichtet". Frägt man nun, in welcher Weise dieser Kampf ums Dasein eine natürliche Zuchtwahl (Selektion) ausübt, so wird man DARWIN Recht geben müssen, wenn er annimmt, daß alle besser ausgerüsteten Individuen mehr Aussicht haben, am Leben zu bleiben und in der Fortpflanzung ihresgleichen zu erzeugen, als die schlechter ausgestatteten. Gut oder weniger gut „ausgerüstet" aber bezieht sich auf die Fähigkeit des Organismus, die Vorteile der Umgebung auszunützen, den Schädigungen Trotz zu bieten. Denken wir uns also z. B. zwei Samen der gleichen Pflanzenart dicht nebeneinander zur Keimung gelangen; der eine Keimling eile dem anderen in der Entwicklung des Wurzelsystems um ein geringes voraus und entziehe dem Erdboden Wasser und Nährsalze, ehe der andere dazu gelangen kann. Die Folge wird sein, daß der erstere Organismus im Kampf ums Dasein siegt, der andere verkümmert. Das gleiche Resultat wird eintreten, wenn z. B. im Wachstum der oberirdischen Organe Differenzen bestehen, und ein schnell wachsender Keimling dem anderen das nötige Licht wegnimmt. Besitzt ferner die eine Keimpflanze giftige Substanzen, die als chemische Schutzmittel funktionieren können, oder besitzt sie mechanische Schutzmittel (Stacheln, Raphiden), so wird sie den Angriffen von Tieren weniger ausgesetzt sein, also mehr Aussicht haben, ihre Eigenschaften zu vererben, als eine andere Pflanze ohne solche Schutzmittel. Es kommen also auch in der Natur, gerade wie in der Kultur, nur einzelne Individuen zur Fortpflanzung, und wenn sie ihre individuellen Vorzüge vererben, dann muß eine allmähliche Steigerung derselben stattfinden, die Arten müssen sich in der Weise verändern, daß sie immer mehr ihren Lebensbedingungen angepaßt sind.

Wenn wir die DARWINsche Theorie in der konsequenten aber einseitigen Form, in der wir sie soeben skizziert haben, nun einer kritischen Betrachtung unterziehen, so müssen wir die drei Faktoren, mit denen sie operiert, Variation, Vererbung, Selektion, etwas genauer betrachten. Wir beginnen mit der Selektion und wollen uns zunächst auf die Frage beschränken: was leistet sie für die Artbildung? Bei Beantwortung dieser Frage können wir aber eine kurze Diskussion über den Begriff „Art" nicht vermeiden. Dieser Begriff ist, man mag ihn fassen, wie man will, eine Abstraktion. In der Natur gibt es keine Arten, nur Individuen. Als Art fassen wir alle Individuen zusammen, die bei Vermehrung auf vegetativem Weg oder durch Selbstbefruchtung in successiven Generationen ihre Charaktere beibehalten. In der Natur kennen wir aber die Abstammung der einzelnen Individuen nicht und nennen deshalb alle diejenigen Pflanzen

eine Art, die unter möglichst gleichartigen äußeren Umständen in allen wesentlichen Charakteren übereinstimmen. Da selbstverständlich verschiedene Forscher nicht der gleichen Meinung sein werden, was ein wesentlicher, was ein unwesentlicher Charakter sei, so ergeben sich schon hieraus Differenzen in der Auffassung und Benennung der Formen. Diese werden noch weiter vergrößert durch die verschieden genaue Beobachtung, sowie namentlich durch die Tendenz des Forschers, entweder die gemeinsamen Charaktere möglichst vieler Individuen hervorzuheben, oder umgekehrt möglichst viele Differenzen aufzudecken. Der eine also sucht die Arten weit, der andere eng zu fassen; die LINNÉschen Arten sind im allgemeinen Beispiele für die erstere, die JORDANschen für die zweite Methode. Vom Standpunkte LINNÉs kann man die JORDANschen Arten als elementare Arten, Unterarten, „petites espèces" oder auch als Varietäten bezeichnen, vom Standpunkte JORDANS aber erscheinen die LINNÉschen Arten als Sammelarten. Je nach dem Ziele, das der Forscher verfolgt, wird bald eine enge, bald eine weite Begrenzung der Art zweckmäßig sein. Für unsere Betrachtungen empfiehlt es sich nun offenbar, von möglichst eng gefaßten, also von den elementaren Arten auszugehen; ist ihre Entstehung aufgeklärt, so liegen der Anwendung der Deszendenztheorie auf die Entstehung der höheren Sippen (Sammelarten, Gattungen, Familien etc.) keine prinzipiellen Schwierigkeiten mehr im Wege.



Fig. 121. Erophila verna nach ROSEN (1889, Taf. 8). *I* Blattrosetten. *1* Von Erophila spec., *2* E. graminifolia, *3* E. subtilis, *4* E. procerula. — *II* Haare von *1* E. oblongata, *2* E. procerula, *3* E. graminea, *4* E. obconica. — *III* Blüten von *1* E. violacea, *2* E. subnitens, *3* E. scabra, *4* E. majuscula.

Betrachten wir nun als Beispiel solcher elementarer Arten die von JORDAN (1875), DE BARY und ROSEN (1889) studierten zahlreichen Formen der LINNÉschen Draba (Erophila) verna. JORDAN hat mehr als 200 Formen unterschieden, die ihre Charaktere in vielen Generationen völlig konstant bewahrt haben. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß eingehende Forschungen ihre Zahl noch ganz bedeutend vermehren würden, und daß zwischen den wohl unterscheidbaren auch noch andere, durch noch geringere Differenzen ausgezeichnete Typen aufzufinden wären, so daß schließlich keine Grenze für die „Artzersplitterung" zu existieren scheint. Wodurch unterscheiden sich nun die einzelnen petites espèces der Sammelart Erophila verna? Neben den schwer analysierbaren habituellen Eigenschaften liegen die unterscheidenden Charaktere vor allem in der Gestalt (Umriß und Randbeschaffenheit) der Blätter der grundständigen Rosette, ferner in der Form und Zahl der Haare, in der Ausbildung der Blumenblätter und der Schötchen. Statt eingehender Beschreibung geben wir in Fig. 121 einige Abbildungen nach ROSEN.

Für die Mehrzahl der Speziescharaktere dürfte es schwer fallen, die Nützlichkeit zu erweisen; andrerseits dürfte es ebenso schwierig sein, den Nachweis exakt zu führen, daß die Spezies-

Wir müssen in der Pflanze offenbar zweierlei ganz verschiedene Arten von Charakteren unterscheiden, die NÄGELI (1884) mit besonderer Schärfe geschieden und als Anpassungs- und Organisationscharaktere bezeichnet hat. Auf jeder Höhe der Organisation kann ein und dieselbe Anpassung gefunden werden. Unter den Algen, die wir als eine niedrige Organisationsstufe zu betrachten pflegen, gibt es ebenso gut Wasser- und Landpflanzen, wie bei den Phanerogamen; die Anpassungen der Xerophyten und Hygrophyten finden sich bei Farnen und Angiospermen. Aber auch bei kleineren Sippen können wir Anpassungs- und Organisationscharaktere unterscheiden. Die Frage nach der Entstehung der Arten ist unter allen Umständen zunächst eine Frage nach der Entstehung bestimmter Organisationscharaktere; da aber jede Art auch gewisse Anpassungen aufweist, so müssen wir auch die Entstehung dieser berücksichtigen.

Aus unseren bisherigen Erörterungen geht mit Sicherheit hervor, daß das DARWINsche Prinzip der Selektion die Artenbildung nicht erklären kann. Sehen wir also zu, ob es zur Erklärung der Anpassungen ausreicht. Aber auch da begegnen wir großen Schwierigkeiten. Nach DARWIN sind die Differenzen zwischen den konkurrierenden Individuen keine großen, sie vergrößern sich allmählich durch Summierung während unzähliger Generationen. Denken wir nun an irgend eine der Pflanze nützliche Eigentümlichkeit, so z. B. die Stacheln an der Rose, die zum Klettern dienen, die Stacheln an einer Distel, die manches Tier von der Pflanze abschrecken, so sind diese Protuberanzen nach DARWIN als minimale Höcker an der vorher glatten Pflanze entstanden und haben erst allmählich ihre jetzige Größe und Ausbildung erlangt. Erst mit der Erreichung einer größeren Vollkommenheit aber kann ein Organ der Pflanze überhaupt nützlich werden. Die DARWINsche Theorie kann also die Verbesserung eines bestehenden Organs allenfalls verständlich machen, seine erste Entstehung aber bleibt unerklärt.

Wenn uns demnach betreffs der Wirkung der Selektion die DARWINsche Theorie nicht befriedigen kann, da sie nicht einmal Anpassungen, geschweige denn die spezifischen Charaktere erklärt, so fragen wir weiter, wie es sich mit der Wirkung der Variation und der Vererbung nach DARWIN verhält. Wir müssen diese zwei Fragen einer gemeinsamen Betrachtung unterwerfen, denn die Hauptsache bei jeder auftretenden Variation bleibt, ob sie erblich ist oder nicht. DARWIN nahm wohl an, daß jede neue Eigenschaft, einerlei wie sie entstanden ist, erblich sei. Diese Annahme ist näher zu prüfen und zwar bei jeder Form der Variation. Formen der Variation aber unterscheiden wir zwei: die fluktuierenden Variationen und die Mutationen. Dazu käme als dritte Form noch die durch Bastardierung bedingte Variation, auf welche wir hier nicht mehr einzugehen haben.

Die fluktuierende Variation wird auch individuelle genannt, weil sie sich an den einzelnen Individuen zeigt, die bei Ausschluß jeder Kreuzung, also ohne fremdes Blut, entstanden sind. Sät man z. B. die Samen eines einzigen Compositenköpfchens im Garten aus, so zeigen die einzelnen Pflanzen in Beziehung auf Größe und Gewicht, ferner die einzelnen Organe jeder Pflanze in Beziehung auf Zahl, Größe, Gewicht, allgemein also in quantitativer Hinsicht, recht beträchtliche Unterschiede. Untersucht man eine größere Anzahl von Individuen statistisch, so zeigt sich bei jeder Eigenschaft

ein gewisser Mittelwert am häufigsten, und die Abweichungen von diesem treten um so seltener auf, je größer sie sind. Man kann daher solche statistische Aufnahmen auch in Form einer Kurve darstellen, die mehr oder minder genau der (von QUETELET) aus der Wahrscheinlichkeitsrechnung abgeleiteten sog. GALTON-Kurve entspricht. Es ist eine eingipflige beiderseits einem Nullpunkt zueilende Kurve. Diese individuelle Variation sei zunächst durch einige Beispiele illustriert, die freilich zum guten Teil den Beobachtungen an ganz beliebigen, im Freien gesammelten Pflanzen entnommen sind.

Zahl der Strahlen im Archegonienstand von Marchantia (LUDWIG 1900, S. 22):

Zahl	7	8	9	10	11	12	13	
Frequenz	1	14	**307**	152	44	3	1	Sa. 522

Zahl der Blumenblätter von Linaria spuria (VOECHTING 1898):

Zahl	2	3	4	5	6	7	8	9	
Frequenz, actinomorphe Blüten	1	2	43	810	52	2	1	1	Sa. 912
„ zygomorphe Blüten	—	4	240	**60250**	169	7	1	—	Sa. 60671

Länge der Samen von Phaseolus vulgaris (DE VRIES 1901a, S. 34)

Millimeter	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Frequenz	1	2	23	108	**167**	106	33	7	1

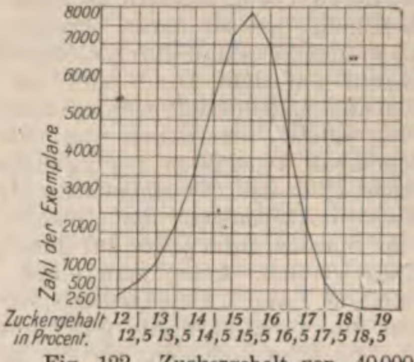
Zuckergehalt von 40000 Rüben aus Naarden (Holland). Nach DE VRIES (1901a, S. 74):

Proz. Zucker	12	12½	13	13½	14	14½	15	15½
Frequenz	340	635	1192	2205	3597	5561	7178	**7829**

Proz. Zucker	16	16½	17	17½	18	18½	19
Frequenz	6925	4458	2233	692	133	14	5

Die zuletzt angeführten Zahlen sind in Fig. 122 auch in Form einer Kurve dargestellt.

Wenn auch diese Form der Kurve sehr häufig auftritt, so fehlt es doch nicht an anderen Variationskurven. So kann z. B. ein Merkmal nur nach einer Richtung hin variieren, so daß sog. halbe GALTON-Kurven auftreten, oder es kann auch eine Kurve mit zwei oder mehreren Gipfeln auftreten. Die letztere Erscheinung kann damit zusammenhängen, daß eine gewisse Zahl aus morphologischen Ursachen leichter auftritt als die benachbarten, sie kann aber auch darin begründet sein, daß das Untersuchungsmaterial kein einheitliches war, daß also z. B. zwei Formen gemischt waren, die in ihrem Mittelwerte zwar verschieden sind, die aber in ihren selteneren Werten ineinander greifen (transgressive Kurven). Daraus darf man aber nicht schließen, daß eine eingipfelige Variationskurve ein Zeichen für Einheitlichkeit des Materials sei; denn tatsächlich kann ein Gemisch vieler Formen eine eingipflige GALTON-Kurve liefern.



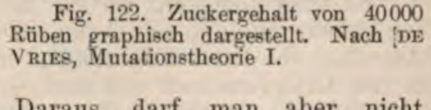
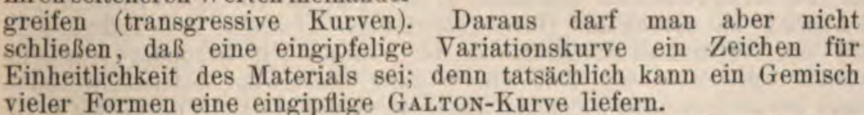


Fig. 122. Zuckergehalt von 40000 Rüben graphisch dargestellt. Nach DE VRIES, Mutationstheorie I.



Die Ursache dafür, daß die Merkmale einer Art unter scheinbar gleichen äußeren Umständen dennoch um einen Mittelwert schwanken, liegt zweifellos daran, daß eben tatsächlich doch selbst bei sorg-

fältigster Kultur Ungleichheiten in den Wachstumsbedingungen („Ernährung" im weitesten Sinn des Wortes) eintreten müssen. Es läßt sich nicht vermeiden, daß die eine Pflanze mehr Wasser, mehr Aschenbestandteile aus dem Boden aufnimmt, mehr Licht erhält als die andere. Auch werden die gleichen Organe eines Pflanzenstockes bei verschiedener Stellung an der Achse ungleich ernährt; der verschiedene Zustrom von Nahrungsstoffen zu einem endständigen Organ und zu den gleichartigen seitenständigen läßt sich leicht nachweisen. Die seitenständigen Infloreszenzen der Sonnenblume z. B. werden erheblich größer, wenn man die endständige entfernt, und ähnliche Beispiele ließen sich in großer Zahl anführen. Wenn nun eine Blüte besser ernährt ist, als eine andere, so erzeugt sie größere Samen und in diesen einen größeren Keim und reichlichere Reservestoffe. Demnach ist eine Pflanze, die aus einem großen Samen hervorgegangen ist, auch von vornherein zu kräftigerer Entwicklung, reicherer Samenbildung, größerer Zuckerentwicklung prädisponiert. — Daß aber das Schwanken um den Mittelwert ein gesetzmäßiges ist, muß damit zusammenhängen, daß die variablen Außenbedingungen ebenfalls um Mittelwerte schwanken (vgl. KLEBS 1903).

Es liegt nun aber keinerlei Grund vor, die statistisch nachweisbare Variation in quantitativen Merkmalen für irgendwie verschieden zu halten von der in Vorlesung 23 und 24 studierten, experimentell erzeugten Variation. So wie hier durch die Summe von Faktoren, die wir zusammenfassend Ernährung nannten, so wurden dort durch einzelne Faktoren Variationen erzeugt. Da aber im Experiment die äußeren Einflüsse oft sehr viel mehr von ihrem Mittelwerte abweichen als in der Natur, so sind auch die experimentell erzielten Variationen weitgehender als die in der Natur beobachteten; es handelt sich nicht immer um einfache quantitative Abweichungen von der mittleren Form, sondern es kann auch zu qualitativen Aenderungen kommen. Es sei daran erinnert, was für Erfolge durch intensives Licht einerseits und durch völlige Verdunkelung andererseits oder durch Kultur auf dem Land oder im Wasser, in trockner Luft oder in feuchter Luft erzielt werden können. Es ist schlechterdings unmöglich, solche Variationen von den statistisch nachgewiesenen, unter scheinbar konstanten Bedingungen auftretenden, abzugrenzen. Demnach gibt also die statistische Methode durchaus kein Bild von dem Variationsvermögen der Pflanze (KLEBS 1903). Erst wenn man eine Spezies unter jeder nur denkbaren Variation äußerer Bedingungen kultiviert hat, kann man einen Einblick in ihre „Variationsbreite" oder in ihren „Abänderungsspielraum" bekommen, statistisch wird nur die Variationsbreite unter gewöhnlichen Bedingungen aufgedeckt.

Es frägt sich nun, ob die individuelle Variation an der Bildung von Arten beteiligt sein kann. Die Frage fällt mit der anderen zusammen, ob diese Variationen erblich sind. Gewisse Erfahrungen in der Landwirtschaft scheinen in der Tat für eine gewisse Vererbung zu sprechen. Durch sorgfältige Auswahl von Individuen, die ein bestimmtes Merkmal bei der Variation in besonders starkem Grade aufweisen, und bei Verwendung dieser zur Nachzucht kann man bei fortgesetzter Selektion dieses Merkmal steigern. So hat z. B. in der Zuckerrübenindustrie die konsequente Verwendung der von den zuckerreichsten Exemplaren gewonnenen Samen zu einer beträchtlichen Steigerung des mittleren Zuckergehaltes der Rüben geführt: betrug derselbe vor 50 Jahren 7—8 Proz., so ist er heute auf

. 15 Proz. gestiegen. Und in derselben Weise, durch strenge
lektion, kann man Rassen erziehen, die sich durch besonders große
üten oder Früchte, durch Zunahme des Wohlgeschmackes, Zunahme
r Fleischigkeit etc. auszeichnen. Allein, soweit wir wissen, ent-
hen dabei nie neue Eigenschaften, die bestehenden werden nur
ch Plus oder auch Minus verschoben. Auch scheint die Grenze
s Erreichbaren gewöhnlich in wenigen Generationen (3—5) tatsäch-
h erreicht zu sein, und die fernere Selektion dient nur der Er-
ltung des Gewonnenen. Sie ist aber auch dringend nötig, denn
t derselben Schnelligkeit, mit der der Fortschritt erreicht wurde,
rrinnt er auch; mit dem Aufhören der Selektion ist ebenfalls schon
ch wenigen Generationen der ursprüngliche Zustand wieder hergestellt.
mit ist ein wichtiger Unterschied zwischen den Kulturrassen und
n natürlichen Arten festgestellt: Die Arten sind konstant, die Rassen
d völlig inkonstant.

Wenn nun wirklich jede Variation, die auf äußere Einwirkung
folgt ist, einen Eindruck im Protoplasma der Geschlechtszellen
rückließe, durch den diese befähigt wären, in der nächsten Generation
e gleiche Variation ohne den äußeren Anlaß hervorzubringen oder
it diesem Anlaß in gesteigertem Maß, dann wäre nicht einzusehen,
ß der Erfolg schon in 3 Generationen nicht mehr steigerungsfähig
. In der Tat haben denn auch andere Erfahrungen gezeigt, daß
lche äußere Eindrücke nicht vererbt werden. Klebs hebt her-
r, daß Saprolegnia, nachdem sie jahrelang nur vegetativ gewachsen
, mit der gleichen Leichtigkeit wie ein in typischer Entwicklung
wesenes Exemplar, Fortpflanzungsorgane bildet, sobald die nötigen
dingungen zur Ausbildung solcher Organe gegeben sind. Ent-
rechendes gilt für die Hefe, die trotz andauernder vegetativer Ver-
ehrung die Fähigkeit der Sporenproduktion nicht eingebüßt hat.
ndlich wären hier die Pflanzen zu nennen, die seit Jahrtausenden in
n höchsten Alpen wohnen und dort sehr charakteristische Form-
gentümlichkeiten angenommen haben; sie verlieren diese Eigen-
mlichkeiten, wenn sie in der Ebene kultiviert werden. Umgekehrt
hmen viele der von Bonnier (1895) in die hohen Alpen versetzten
benenpflanzen dort sofort den alpinen Habitus an, der aber bei er-
uter Aenderung des Standortes sofort wieder erlosch. So müssen
so die Erfolge der Selektion bei Kulturpflanzen sich in anderer
Veise erklären lassen. Einen wichtigen Schritt zu ihrer Deutung
efern jedenfalls die Erfahrungen Johannsens (1903). Dieser zeigte,
aß man durch Selektion z. B. der größten Samen einer bestimmten
ohnensorte rasch das Durchschnittsgewicht heben kann. Wenn er
ber nicht mit den Nachkommen eines ganzen Feldes operierte, sondern
ie Deszendenz eines einzelnen Individuums verwendete, erhielt er
tets den gleichen Mittelwert, einerlei, ob er von kleinen oder großen
amen ausging. Er schließt aus seinen Versuchen, daß auch eine
cheinbar reine Rasse doch noch Unterrassen enthält (Johannsen
ennt sie „Linien"), die sich durch den Mittelwert ihres Samen-
ewichtes unterscheiden. Werden nun aus einem Gemisch solcher
inien besonders große Bohnen als Ausgang weiterer Kulturen ge-
ommen, so können sie Extremformen von kleinsamigen Linien sein,
vahrscheinlich aber gehören sie großsamigen Linien an. Wird
urch 2 oder 3 Generationen hindurch in der gleichen Weise mit
er Selektion fortgefahren, so wird also eine Auslese der groß-
amigen Linien erfolgt sein. In ähnlicher Weise dürfte auch

bei anderen Selektionen gar keine Isolierung von entstandenen Varianten, sondern eine Isolierung von schon existierenden Sippen aus einem Sippengemisch erfolgt sein. Ganz befriedigend ist diese Erklärung aber noch nicht, weil nicht dargelegt ist, womit der rasche Rückgang beim Aufhören der Selektion zusammenhängt.

Wir wenden uns zur zweiten Form der Variabilität: zu den Mutationen. Namentlich durch die Ausführungen von DE VRIES (1901) und KORSCHINSKY (1901) stehen sie heute im Vordergrund des Interesses. Man versteht unter Mutationen Abweichungen, die, einmal entstanden, sich bei der Vererbung sofort als völlig konstant erweisen. Die Mutationen sind sprungweise auftretende Veränderungen; ein oder mehrere Charaktere einer Art sind mit einem Schlage abgeändert oder neu gebildet, und sie können sich entweder zuerst an einer aus einem Samen hervorgegangenen Pflanze oder an einer einzelnen Knospe zeigen. Jedoch ist nicht die Größe des Sprunges, sondern die Konstanz bei der Vererbung das eigentlich Charakteristische für die Mutationen. Wir nennen zunächst einige Beispiele von sog. Mißbildungen, die nach Art von Mutationen aufgetreten sind. Da sind die Formen zu erwähnen, die geschlitzte Blätter besitzen. Das älteste Beispiel ist Chelidonium laciniatum, eine 1590 in Heidelberg plötzlich aufgetretene Form von Chelidonium majus, die zerschlitzte Laub- und Blütenblätter besitzt, und die sich seit ihrer Entdeckung bis auf den heutigen Tag durch Samen konstant erhalten hat. Durch Mutation sind auch die gefüllten Blüten zahlreicher Pflanzen entstanden und ebenso die Verbänderungen (Fasciationen), die am bekanntesten bei der viel kultivierten Celosia cristata sind. Weitere sehr charakteristische Beispiele für Mutationen sind die strahlblütenlosen Compositen (z. B. Matricaria discoidea): die stachellosen Abarten von Pflanzen, die sonst, z. B. an den Früchten, Stacheln tragen (Ranunculus arvensis inermis, Datura Tatula); die merkwürdige Capsella Heegeri, die bei Landau wild wachsend gefunden wurde, und von der Graf zu SOLMS-LAUBACH (1900) nachweisen konnte, daß sie eine Mutation von Capsella bursa pastoris darstellt. Um auch ein Beispiel für eine notorische Knospenvariation zu geben, sei auf das von WETTSTEIN (1900) bei Prag gefundene Sedum reflexum verwiesen, das an einem einzigen Seitenast eine Fasciation besaß. Dieser Ast wurde in Kultur genommen, blühte, und aus den Samen gingen wieder prachtvoll fasciierte Exemplare hervor.

Was die Mutationen für die Theorie der Entstehung der Arten so besonders wichtig erscheinen läßt, das ist, neben der Konstanz ihrer neuen Eigenschaften, vor allen Dingen der Umstand, daß ihre neuen Eigenschaften durchweg Organisationsmerkmale, keine Anpassungen sind. Aber freilich die angeführten Mutationen unterscheiden sich von der Mutterart nur in einem einzelnen Charakter, wie das wohl für die von manchen Autoren als Varietäten bezeichneten Sippen in der Natur zutrifft; sie haben entweder ein Merkmal der Stammart verloren (retrogressive Varietäten), wie z. B. Farbe, Behaarung etc., oder sie haben ein Merkmal, das bei verwandten Formen vorkommt und das sie früher wohl auch besessen haben, wieder angenommen (degressive Varietäten). Die elementaren Arten aber unterscheiden sich in allen Eigenschaften voneinander und sie entstehen durch Ausbildung neuer Merkmale (Progression). Es ist daher die direkte Beobachtung einer Neuentstehung elementarer Arten auf dem Wege

der Mutation als ein eminenter Fortschritt in unserer Erkenntnis zu bezeichnen. Diese Beobachtung verdanken wir H. DE VRIES (1901 a). Er kultivierte in zahllosen Exemplaren die aus Amerika bei uns eingewanderte[1]) und teilweise auch eingebürgerte Oenothera Lamarckiana und konnte das Auftreten von Mutationen, die sich in zahlreichen oder gar in allen Eigenschaften vom Typus unterschieden, mehrfach feststellen; die neugebildeten, aus einem Samenkorn entstandenen, elementaren Arten waren sofort samenbeständig. Wir beschränken uns hier auf die Anführung eines einzelnen Beispieles, der Oenothera gigas. Hören wir, was DE VRIES (1901 b), über sie sagt:

„Sie ist von derselben Höhe, wie die Mutterart, aber der Stengel ist dicker, dichter beblättert, mit einer breiteren Krone weitgeöffneter



Fig. 123. Oenothera Lamarckiana. Sproßgipfel am Anfang der Blüte; *b* verwelkte Blüte, dem Tragblatt aufliegend. Nach DE VRIES (1901).



Fig. 124. Oenothera gigas, 1895 aus O. Lamarckiana entsprungen. Sproßgipfel am Anfang der Blüte. Bei *a* ist ein Kronblatt abgebrochen; *b* verwelkende Blüte. Nach DE VRIES (1901).

Blumen, und mit viel dickeren Knospen. (Vgl. Fig. 123 u. 124.) Die Früchte erreichen nur die halbe Länge und enthalten somit weniger Samen; diese aber sind voller, rundlicher und schwerer als sonst. Dieser Typus entstand in meiner Kultur im Jahre 1895 [unter 14000 Sämlingen] in einem einzigen Exemplar." Durch Vermeidung jeder Kreuzung wurde reiner Same von diesem geerntet (1896). „Die Aussaat fand im nächsten Frühjahr statt (1897). So-

1) Daß es gerade ein Gartenflüchtling ist, auf den sich DE VRIES' Mutationstheorie gründet, ist in mehrfacher Hinsicht bedauerlich. Die Reinheit des „Blutes" wird man in einem solchen Fall um so mehr anzweifeln können, als die Pflanze in ihrer angeblichen Heimat (Texas) nicht mehr aufgefunden worden ist.

bald das dritte und das vierte Blatt sich entfalteten, zeigte sich der Unterschied. Alle die jungen Pflänzchen waren anders als die der Mutterart, kräftiger und breiter beblättert, dunkler von Farbe. Sie waren mehrere Hundert an Zahl, bildeten aber offenbar nur einen einzigen Typus. Und als sich im Laufe des Sommers erst die Stengel, dann die Blätter, Knospen und Blüten und endlich die Früchte zeigten, war es über allen Zweifel erhoben, daß eine neue und konstante Art aufgetreten war." — „In einem einzigen Exemplar entstanden, war O. gigas sofort samenbeständig und rein; mit einem Sprung aus der Mutterform hervorgegangen, stand die Art mit einem Male in ihrer Vollendung da." „In dieser Weise sind auch meine übrigen Arten entstanden, plötzlich und ohne Uebergänge."

An die Beobachtungen von DE VRIES schließt sich nun aber eine ganze Reihe von Fragen an, von denen wir nur die wichtigsten streifen können. Vor allem, wie kann sich eine in einem Exemplar entstandene elementare Art im Freien erhalten? Nehmen wir an, es trete Kreuzung mit dem Typus ein, so würde die Art wohl bald verschwinden, wenn die MENDELsche Prävalenz- und Spaltungsregel Geltung hätte. Bei den Oenothera-Mutationen, überhaupt bei progressiv entstandenen Mutationen ist das aber nicht der Fall (DE VRIES 1903). Hier sind die Bastarde mit der Hauptform oder mit einer anderen Mutation schon in der ersten Generation mehrgestaltig: einige gleichen der einen, andere der anderen Elternform. In den folgenden Generationen aber verhalten sich die so entstandenen Typen ganz konstant. Mit anderen Worten, die Mutation wird durch Kreuzung nicht vernichtet. Im Extrem kann nun aber offenbar schon die erste Bastardgeneration einförmig sein derart, daß die neue Mutante allein zum Vorschein kommt; daß dies möglich ist, beweisen die Erfahrungen der amerikanischen Landwirte mit dem „Anconschaf". Es trat 1791 in Massachusetts ein Lamm von Dachshundwuchs auf. Bei geschlechtlicher Vereinigung mit der Mutterrasse dominierte stets die Anconrasse, die sich also auch ohne künstliche Trennung, ohne Selektion, rasch vermehrte (DARWIN 1868). — Auf die Dauer kann aber eine Erhaltung der neuen Art, einerlei, ob sie mit sich selbst befruchtet, oder mit der Mutterart gekreuzt wird, nur dann stattfinden, wenn sie stärker ist als die Mutterart und diese allmählich verdrängt. Ein geselliges Vorkommen mehrerer naheverwandter Arten wäre also unter diesen Umstände schwer verständlich. Bei dieser Sachlage dürfte es am Platze sein, auf eine andere Möglichkeit hinzuweisen. DE VRIES sah die meisten seiner neuen Arten nicht nur einmal, sondern mehrfach aus der Mutterart hervorgehen. Da liegt es nicht ganz ferne, anzunehmen, daß die alte Art in immer steigendem Maße die neuen Arten produziert. Eine Ursache dafür wissen wir freilich nicht anzugeben, aber es ist zu bedenken, daß die Entstehung einer Mutation ja ohnedies eine innere Veränderung des mutierenden Organismus voraussetzt. Die neuen Eigenschaften müssen, wie schon NÄGELI (1884) scharfsinnig auseinandersetzte, fix und fertig als Anlagen gegeben sein Anlagen — die zunächst „latent" sind und sich später auch entfalten. Und wenn eine Anlage einmal den Weg zur Entfaltung gefunden hat, dann kann ihr das in der Folge auch in steigendem Maße gelingen. Es würden sich demnach neue Eigenschaften eines Organismus ähnlich verhalten, wie gewisse Ahnencharaktere, die auch nur gelegentlich einmal als sog. „Rückschläge" in Er-

scheinung treten und gewöhnlich als latente Anlagen weiter vererbt werden. So wenig wir bei diesen die Ursachen kennen, die zur Entfaltung führen, so wenig sind sie uns bei den Mutationen bekannt. Wir müssen uns also zurzeit damit begnügen, zu konstatieren, daß es innere Ursachen sind, was freilich auch nicht mehr besagt, als daß wir sie nicht kennen.

Wenn nun nach DE VRIES die Mutation und nicht die individuelle Variation die Ursache für die Entstehung der Arten ist, dann ist auch die Bedeutung der Selektion eine ganz andere als in DARWINS Theorie. Nach DARWIN konkurrieren im Kampf ums Dasein die einzelnen Individuen; durch Selektion der bestausgerüsteten Varianten bildet sich allmählich eine Art. Nach DE VRIES aber konkurrieren die fertigen Arten. Ihre Entstehung durch Mutation wird in keiner Weise erklärt; wir haben also durch DE VRIES wohl eine „Mutationstheorie“, aber es fehlt noch gänzlich die Theorie der Mutation.

Wir haben die Mutation als etwas toto coelo von der Variation Verschiedenes hingestellt. Das trifft auch zweifellos für gewisse Fälle zu, aber nicht allgemein. DE VRIES hat eine große Reihe von Rassen beobachtet, die durch Mutation entstanden sein sollen, die aber doch ihre Eigenschaften nicht unbedingt vererben. Auf diese Halb- und Mittelrassen können wir nicht eingehen. Wir erwähnen sie nur, um hervorzuheben, daß Uebergänge zwischen Mutationen und Variationen vorkommen. Auch in anderer Hinsicht, nämlich in Bezug auf die Entstehung, dürfte das zutreffen, insofern als auch erblich auftretende Abweichungen die Folge äußerer Einwirkungen sein können.

Die genauer bekannten hierher gehörigen Fälle betreffen Mikroorganismen. Durch den Einfluß von hoher Temperatur sowie von Giften hat man gewissen Bakterien die Befähigung zur Farbstoffbildung und zur Sporenbildung genommen, und dieser Verlust ist erblich geworden, d. h. viele Generationen von vegetativ erwachsenen Zellen haben trotz normaler Kulturbedingungen die betr. Fähigkeiten nicht wieder erlangt. Charakteristisch ist bei diesem Prozeß die allmähliche Fixierung des Verlustes; denn bei der bestimmten hohen Temperatur hört zwar die Bildung der Sporen sofort auf, aber sie kehrt bei Abkühlung zunächst wieder, und erst bei längerer Dauer der hohen Temperatur wird eine konstant asporogene Rasse erzielt. Sollte der Verlust wirklich ein definitiver sein, was wohl noch zu beweisen wäre, so würde man sich fragen, ob hier vielleicht Mutationen aufgetreten sind, die den ungünstigen Verhältnissen besser angepaßt sind und die deshalb die ursprünglichen Sippen verdrängt haben. Möglich ist aber, daß der Verlust der Eigenschaften eben doch kein endgiltiger ist, daß er nur länger dauert als die bewirkende Ursache. Wir kennen ja auch sonst Veränderungen an der Pflanze, bei denen das zutrifft, und wir haben z. B. bei der Besprechung der Periodizität sog. Nachwirkungen kennen gelernt, die man wohl den Nachwirkungen einer hohen Temperatur in ihrem Einfluß auf Sporenverlust etc. an die Seite stellen kann.

Wenn es sich aber wirklich in diesen und verwandten Fällen um echte Vererbung handeln sollte, dann hätten wir es mit dem zu tun, was man in der Zoologie „Vererbung erworbener Eigenschaften“ nennt. Namentlich WEISMANN (1892) suchte zu zeigen, daß die Vererbung solcher Eigenschaften theoretisch unmöglich und praktisch nie konstatiert sei. Der Begriff der „erworbenen“ Eigenschaften ist

in erster Linie für die Verhältnisse im Tierreich geschaffen worden, wo vielfach eine scharfe Trennung der „Keimzellen“ von den somatischen Zellen schon bei den ersten Teilungen der Eizelle eintreten kann. Die Eigenschaften nun, die in den somatischen Teilen, infolge von äußeren Einflüssen oder von funktionellen Reizen, eintreten, werden als erworbene, d. h. im individuellen Leben auftretende, bezeichnet, im Gegensatz zu den angeborenen, d. h. den Eigenschaften, deren Anlagen schon im Ei gegeben waren. Daß die Mehrzahl solcher Reaktionen bei Nachkommen unter den normalen äußeren Umständen nicht auftreten, ist selbstverständlich. Wenn eine Deformation durch Verstümmelung oder durch einen Parasiten eingetreten ist, so wäre das Auftreten der gleichen Deformation bei den Nachkommen ohne Pilz oder ohne Verstümmelung gewiß merkwürdig. Ebenso werden wir erwarten, daß die Nachkommen einer im Schatten erwachsenen Pflanze, wenn sie im Licht kultiviert werden, keine Schattenblätter aufweisen. Die Frage ist nur, ob das so sein muß, ob prinzipielle Bedenken g e g e n die Annahme einer Vererbbarkeit solcher Gestaltungen vorliegen. Das wäre der Fall, wenn man sich die Entstehung der Veränderung im einzelnen Individuum so vorstellt, wie das die Zoologen vielfach zu tun scheinen; sie nehmen an, es müßte den Keimzellen eine Kenntnis von den im Soma entstandenen Veränderungen zukommen, eine solche aber sei nicht gut anders als durch Uebertragung von Idioplasma aus dem Soma in die Keimzellen möglich. Eine solche Annahme (DARWIN 1868: Pangenesis) verläßt in der Tat zu sehr den Boden der Empirie. Es will uns nun scheinen, als ob zur Erklärung der im Pflanzenreich bestehenden Verhältnisse eine derartige Annahme nicht nur unnötig, sondern geradezu f a l s c h wäre. Betrachten wir an einem einzelnen Beispiel, wie die Reaktion der Pflanze auf die äußeren Reize erfolgt. Versetzen wir eine Landpflanze ins Wasser, so finden wir n i c h t e t w a, daß die schon vorhandenen Laubblätter ihre Gestalt und Struktur ändern, sondern daß sie, gerade weil sie dazu nicht mehr befähigt sind, zugrunde gehen; die Umgestaltung erfolgt vielmehr in den ganz jungen Anlagen dicht am Vegetationspunkt, und in diesen ist „Keimplasma“ oder Idioplasma in viel dominierenderer Weise vorhanden, als in erwachsenen Teilen. Wir finden also in unserem Beispiel (und dieses hat allgemeine Bedeutung), daß die Reaktion gar nicht im Soma erfolgt, sondern im Vegetationspunkt. Vom Vegetationspunkt aber stammen auch die Geschlechtszellen ab, sie können also in Mitleidenschaft gezogen werden ohne die unverständliche Uebertragung von materiellen Trägern aus dem Soma. Freilich eine Uebertragung, nämlich eine „Reizübertragung“, müssen auch wir annehmen, insofern, als der Vegetationspunkt selbst gar nicht vom Wasser berührt wird, also nur auf indirektem Wege davon unterrichtet sein kann, daß die Pflanze ins Wasser gelangt ist. Das gilt auch in anderen Fällen: wenn z. B. Blätter zu Licht- oder Schattenformen heranwachsen, so dürften die Lichtverhältnisse am Vegetationspunkt innerhalb der Knospenschuppen wohl in beiden Fällen die gleichen sein — experimentelle Untersuchung in dieser Hinsicht wäre aber [illegible]henswert! — dennoch wird bei den Schattensprossen [illegible] Blatt in der Knospe angelegt als in den Licht[illegible] [illegible]RDHAUSEN ([illegible]) zeigen konnte, sind die charak[illegible] [illegible]hiede im anatomischen Bau des Licht- und [illegible]uche tatsächlich schon in der Knospe festgelegt.

und die bei der Entfaltung herrschenden Lichtverhältnisse spielen nur eine geringe Rolle. Läßt man die Anlage des Lichtblattes ganz im Dunkeln zur Ausbildung gelangen, so erhält man doch die typischen zwei Reihen von Palisadenzellen (Fig. 125 *I*), während das Schattenblatt als solches kenntlich bleibt, auch wenn es in voller Sonne austreibt (Fig. 125 *II*). Es erfolgt also auch hier die Veränderung am Vegetationspunkt, und die Wirkung überdauert die Ursache; man kann sich demnach wohl vorstellen, wie auf diesem Wege erbliche Rassen zustande kommen. Tatsächlich ist das ja bei der Buche nicht der Fall; es bedarf aber noch näherer Untersuchung, wie weit die Nachwirkung hier geht, ob also z. B. Zweige, die jahrzehntelang am Licht sich befanden, nach Beschattung länger die Lichtform bilden als solche, die nur ein Jahr lang intensivem Licht ausgesetzt waren.

Die Vorstellung, die wir uns über die Vererbung „erworbener Eigenschaften" gebildet haben, läßt sich auch noch kürzer ausdrücken. Wir können sagen, erworbene Eigenschaften in dem Sinne, wie oben dargelegt, gibt es nicht; die Eigenschaften treten überhaupt nicht im Soma auf (vgl. GOETTE 1898), sondern am Vegetationspunkt, und deshalb ist die Möglichkeit ihrer Vererbung gegeben. Bei niederen Organismen, die überhaupt noch keine Trennung von Soma und Keimplama besitzen, ist das ganz selbstverständlich, und gerade bei diesen sind die oben erwähnten Beobachtungen gemacht worden, wonach die Wirkungen äußerer Einflüsse erblich werden können. Nach Erfahrungen von G. KLEBS (1906) erscheint es aber nicht unwahrscheinlich, daß ähnliche Erscheinungen auch bei höheren Pflanzen vorkommen dürften.

I

II

Fig. 125. Querschnitte durch Blätter einer Blutbuche. *I* Anlage eines Lichtblattes im Dunkeln ausgetrieben. *II* Anlage eines Schattenblattes in heller Beleuchtung entwickelt. Nach NORDHAUSEN (1903).

Bisher beschäftigte uns die Entstehung von Rassen oder von Elementararten durch Mutation. Die Bildung weiter voneinander entfernter Arten aus den elementaren ist nach DE VRIES leicht verständlich, sie kommen einfach dadurch zustande, daß viele petites espèces im Kampf ums Dasein verschwinden. „Es können freilich auch von vornherein durch Mutation so große Sprünge entstehen, daß eine neue Gattung oder eine neue Familie gebildet wird. Capsella Heegeri z. B. würde man, wenn man ihren Ursprung nicht kennte, kaum in der Gattung Capsella untergebracht haben. Es ist auch wohl möglich, daß ganze Gattungen und Familien in einem Hauptcharakter auf Monstrositäten zurückzuführen sind. Bei Fuchsia hat z. B. HILDEBRAND (1899) eine durch Mutation entstandene zygomorphe Blüte aufgefunden (Fig. 126). So könnte also auch die Entstehung der verwandten Gattung Lopezia auf eine „Mißbildung" zurückzuführen sein. Vgl. SACHS (1893).

Schon HOFMEISTER (1868, S. 564) schrieb den Mutationen eine bedeutende Rolle bei der Artenbildung zu; er sagt: „Nicht dadurch, daß kleine Differenzen von der gewohnten Entwicklung, die sämtlich nach derselben Richtung hin liegen, Generationen hindurch sich summieren, kommt die neue Form zustande; sie tritt mit einem

[illegible]endet in ihren weiten Abweichungen von [illegible]m, in die Erscheinung."

[illegible] individuellen Variation und Mutation hat man vielfach [illegible]RIES 1901 a) noch eine dritte Art von Veränderlichkeit [illegible]angenommen: die sog. Anpassung. Unter An-[illegible]versteht man solche Abänderungen, die einen bestimm-[illegible]ür den Organismus gewähren. Damit ist schon gesagt, [illegible]passungen nicht in Beziehung auf ihre Entstehungsart [illegible]änderungen unterscheiden, sondern nur durch unsere [illegible]gsweise. Bei rein physiologischer Forschung, [illegible]ach Ursachen frägt, gibt es keine Anpassungen: [illegible] nur von der ökologischen (biologischen) Betrachtung, [illegible] nach den Zwecken, konstatiert. Wenngleich wir [illegible]ungsweise für durchaus sachgemäß halten, so können [illegible]iner Physiologie der Gestaltung von der Besprechung [illegible]ungen absehen und auf die Behandlung derselben bei [illegible] verweisen. Wir wollen nur hervorheben, daß es sich [illegible]stelle nicht darum handelt, zweckmäßige Einrichtungen [illegible]n der Funktion zu betrachten, die jeder Organismus ständig aufweist, sondern um zweckmäßige Reaktionen, Regulationen, die auf äußere Faktoren hin erfolgen. Die Veränderungen, die da auf äußere Reize hin eintreten, sind zweifellos in der Regel zu den individuellen Variationen zu rechnen und sind dementsprechend nicht erblich. Wenn aber gelegentlich vielleicht auch Mutationen, also erbliche Variationen, auf äußere [illegible] hin eintreten, so ist nicht einzusehen, warum unter [illegible] auch Anpassungen vorkommen sollten. Daß aber die [illegible]nach auf die Reize zweckmäßig antwortet, kann kausal [illegible]ysiologie nicht erklärt werden: man kann höchstens Ver-[illegible]feststellen, wie diese Fähigkeit sich historisch entwickelt hat.



[illegible] zygomorphe Fuchsien-[illegible] HILDEBRAND (1899). [illegible] Grundriß.

[illegible] sich in dieser Vorlesung nur um eine flüchtige Skizze [illegible] Theorie der Artbildung handeln, bei der notwendigerweise [illegible] Beobachtungen und Gesichtspunkte unberücksichtigt bleiben. Wir müssen deshalb auf die Spezialliteratur, insbesondere [illegible] zusammenfassenden Schriften folgender Autoren verweisen: [illegible] (1904), DETTO (1904), ERRERA (1904), GOEBEL (1904), [illegible] (1904), KLEBS (1903 u. 1906), LOTSY (1906), PLATE (1903), [illegible] (1904), SOLMS-LAUBACH (1905), DE VRIES (1901—03 u. 1906), [illegible] (1891), WEISMANN (1902), WETTSTEIN (1903). Auch sei [illegible] Archiv für Rassenbiologie hier genannt, eine Zeitschrift, die [illegible]merk ganz besonders auf die Artbildung gerichtet hat. [illegible]ken wir zurück, so müssen wir sagen: die Mutation bildet [illegible] nicht die einzige, aber doch wohl die Hauptquelle der Art-[illegible] Darum sind weitere Studien über die Mutation selbst, [illegible] Ursachen vor allem, dringend nötig.

III. Teil.

Ortwechsel.

Vorlesung 31.

Hygroskopische Bewegungen.

n aufmerksamen Beobachter der Pflanzenwelt treten überall
ngserscheinungen entgegen, die aber nicht alle in gleicher
as Interesse des Physiologen erwecken. Unsere einheimischen
ı werfen größtenteils im Herbst ihre Blätter, ja sogar einzelne
eil ihrer Zweige ab, und diese abgegliederten, dem Untergang
ən Teile werden durch Wind und Wasser oft auf weite Ent-
ən verschleppt. Dieselbe Erscheinung finden wir aber auch
chten und Samen, nur mit dem Unterschied, daß die Ver-
· dieser Organe der Pflanze nützlich ist, und daß sie durch
re Einrichtungen begünstigt wird, nämlich durch Flugorgane
·breitung durch Luftströmungen, Schwimmorgane zur Ver-
· durch Wasserströmungen und endlich sogar Hakorgane
.nsport durch Tiere. Die angedeuteten Bewegungen vollziehen
ər ohne Aufwand an mechanischer Energie von seiten der
rein passiv, und solche passive Bewegungen mögen zwar von
:hen Gesichtspunkten aus äußerst wichtig sein, ins Gebiet der
ıgie gehören sie nicht. Schon mehr physiologisches Interesse
andere passive Bewegungen beanspruchen. So z. B. wenn
:e eines Baumes durch ihr eigenes Gewicht abwärts gekrümmt
oder wenn umgekehrt die Zweige einer submersen Wasser-
durch den Auftrieb nach oben gebogen werden. Auch im
der Zelle sehen wir z. B. die Chlorophyllkörner bei Vallisneria
en Protoplasmastrom in Rotation versetzt und in anderen
inden wir die Chloroplasten ebenfalls passiv durch das Proto-
an ganz bestimmte Stellen bewegt. Inhaltskörper der Zelle,
größeres spezifisches Gewicht haben als das Protoplasma,
3. manche Stärkekörner und Kristalle, sammeln sich, der
folgend, am unteren Ende der Zelle an (vergl. Vorl. 33). —
ir im folgenden uns in erster Linie an die aktiven Bewe-
halten, so werden wir die passiven doch nicht ganz aus-
ı können. Schon deshalb nicht, weil zwischen beiden sich
e scharfe Grenze ziehen läßt. Betrachten wir etwa die Auf-
eines horizontal gelegten Sprosses, so erfolgt diese durch
;enförmige Krümmung in einiger Entfernung von der Spitze.
ine Bewegung, die im höchsten Grade als aktiv bezeichnet
.en verdient, denn die Pflanze leistet hier die Arbeit; aber

nur an einer bestimmten Stelle, an der Krümmung selbst wird die Arbeit geleistet, das äußerste Ende des Sprosses wird rein passiv gehoben.

Unter den aktiven Bewegungen wollen wir nun zwei Hauptkategorien unterscheiden: 1. die freie Ortveränderung des Gesamtorganismus, die nur bei niederen Pflanzen auftritt, und 2. die Bewegungen an der höheren, festgewachsenen Pflanze. Diese stehen sich aber nicht unvermittelt gegenüber, denn in den Zellen der höheren Pflanzen bewegt sich das Protoplasma wesentlich in derselben Weise, wie der Gesamtorganismus bei Amöben oder Myxomyceten sich bewegt, und bei manchen Algen und Pilzen tritt es unter Umständen aus der umhüllenden Zellwand heraus und durcheilt eine Zeitlang das Wasser gerade so, wie es die Zellen der Flagellaten zeitlebens tun. Auch sonst werden wir auf eine Fülle von Analogien zwischen den beiden aufgestellten Hauptkategorien von Bewegungserscheinungen stoßen, die uns auf das deutlichste zeigen, daß es sich bei dieser Einteilung nicht um die Konstatierung eines prinzipiellen Unterschieds handelt, sondern nur um eine aus didaktischen Gründen nötige Scheidung.

Bewegungen an der festgewachsenen Pflanze haben wir schon bei einer anderen Gelegenheit kennen gelernt. Es liegt in der Tat eine Bewegung vor, wenn die Wurzelspitze oder die Stammspitze durch Wachstumsprozesse vorwärts getrieben wird. Solche geradlinige Bewegungen hat man aber für gewöhnlich nicht im Sinn, wenn man von den Bewegungserscheinungen der Pflanzen spricht, obwohl sie selbstverständlich nicht von ihnen ausgeschlossen werden können. Man denkt zunächst an die Krümmungen, also den Uebergang eines geraden Organs in ein gekrümmtes oder die Veränderung der Krümmung, wenn das Organ ursprünglich nicht gerade war. Diese Krümmungen wollen wir nun nach ihrer Form und nach ihrer Ursache kennen lernen. Wir beginnen mit den Bewegungen, die an reifenden Früchten oder überhaupt an austrocknenden Pflanzenteilen auftreten und ihre Ursache in dem Wasserverlust der Zellmembranen haben, den sog. hygroskopischen Bewegungen. Die Gestaltsveränderungen, die dabei ein Organ erfährt, können wir auf drei Grundformen zurückführen: wir sprechen von einer K r ü m m u n g schlechthin, wenn ein ursprünglich gerades Organ sich so biegt, daß seine Achse in einer Ebene bleibt, von einer D r e h u n g, wenn die Achse des Organs ihre Richtung beibehält, während ursprünglich gerade Seitenlinien zu Schrauben werden, und endlich von W i n d u n g, wenn das ganze Gebilde sich im Raume nach Art einer Schraube deformiert. Unsere Figur 127 stellt diese Bewegungsformen für ein vierkantiges Prisma, also etwa einen Stengel, dar.

Daß die Ursache der Deformation bei solchen Organen in dem Wasserverlust beim Austrocknen liegt, geht daraus hervor, daß sie durch Befeuchtung wieder ihre ursprüngliche Gestalt annehmen, und daß sich durch Wasserzusatz bezw. Wasserentziehung die Bewegung im einen oder im anderen Sinn beliebig oft wiederholen läßt. Die Fähigkeit, Wasser aufzunehmen, ist aber eine im Pflanzenreich weitverbreitete, sie kann entweder auf dem osmotischen Vermögen des Zellsaftes oder auf der Quellungsfähigkeit der Zellbestandteile beruhen. Die hygroskopischen Bewegungen nun kommen meistens durch Quellung zustande, und zwar durch Veränderung des Wasser-

es der Membran, denn sie treten auch dann auf, wenn der 'ende Pflanzenteil nur noch Zellmembranen aufweist. Auf die ɛinung der Quellung sind wir schon des öfteren gestoßen, hier ɛr der Ort, uns etwas näher mit ihr zu beschäftigen.

'ir fragen also zunächst, worin liegt das Wesen der Quellung? ngsfähige Körper vermögen eine Flüssigkeit in sich aufzu- n und dadurch ihr Volum zu vergrößern; es kommt noch als llich hinzu, daß diese Flüssigkeitseinlagerung eine begrenzte ad daß sie zumeist eine Veränderung der Konsistenz des nden Körpers herbeiführt. Für die pflanzlichen Organe kommt ellungsflüssigkeit nur das Wasser in Betracht, das aber auch , nicht in der Pflanze vorkommende Körper aufquellen macht. ɛn wir z. B. ein Stück Gelatine oder Leim, bestimmen sein ht und legen es in Wasser von Zimmertemperatur, so sehen ie Wasseraufnahme alsbald an der Volumzunahme, und mit der Wage stellen wir fest, daß diese Wasseraufnahme nach Zeit sich verlang- und schließlich ganz tillstand gelangt. Er- n wir aber jetzt das r, so wird mehr auf- men; es hängt also sserkapazität der Ge- von der Temperatur Bei einer gewissen ratur wird endlich 'asseraufnahme eine renzte, oder wie man hlich zu sagen pflegt: latine löst sich jetzt isser. Dasselbe tritt mmi arabicum schon ewöhnlicher Tempe- in, indem die Wasser- ɛrung, die anfangs ch einer Quellung , hier unbegrenzt geht. Wir sehen s, daß Quellung successive in Lösung übergehen kann, doch ɛs ganz verkehrt, zu glauben, daß es eine allgemeine Eigen- quellender Körper sei, sich schließlich bei einer bestimmten ratur im Quellungsmittel zu lösen. Speziell die Zellwand, die er ja zunächst interessiert, bleibt auch im Zustand maximaler ng fest. Darum wollen wir auf die Veränderung, die die ne bei der Lösung erfährt, hier nicht eingehen.

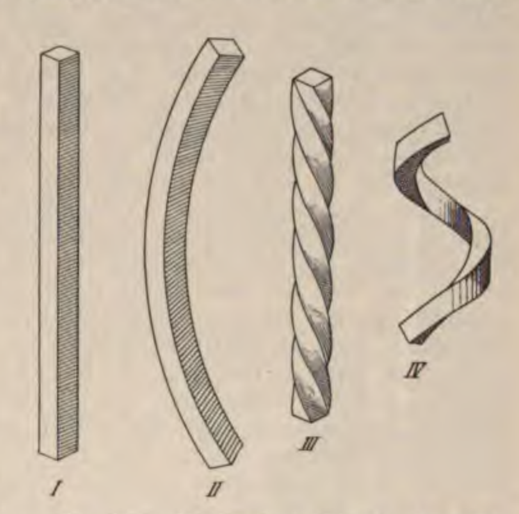


Fig. 127. Vierkantiges Prisma. *I* gerade, *II* gekrümmt, *III* gedreht, *IV* gewunden.

m in die Art und Weise der Wassereinlagerung nähere Ein- :u gewinnen, vergleichen wir nun einen quellbaren Körper, ellmembran oder ein Stück Gelatine, mit einem feinporösen , also etwa mit einer Platte aus gegossenem und dann an der etrocknetem Gips. Bringen wir diese Gipsplatte in Wasser, imt sie eine ganz bestimmte Menge davon auf und hält es fest, wenn wir sie aus dem Wasser herausziehen. Dieses ist aber in präexistierende Hohlräume eingedrungen, wie

ohne weiteres an den Luftbläschen zu sehen ist, die unter Wasser aus dem Gips aufsteigen. Das Wasser dringt einfach kapillar in den Gips ein und treibt dabei die in diesem enthaltene Luft vor sich her. In einer Zellmembran oder in Gelatine sind kapillare, lufterfüllte Spalten mit den besten optischen Hilfsmitteln nicht nachzuweisen. Damit ist aber nicht gesagt, daß sie nicht existieren. Auch die Durchsichtigkeit, die vielfach als Argument gegen die Existenz feiner Spalten angeführt wird, kann bestehen, wenn diese Räume von ultramikroskopischen Dimensionen sind (cfr. BÜTSCHLI 1900, S. 318). Aber nicht nur im Ausmaß der Spalten, sondern auch in anderer Beziehung besteht eine wesentliche Differenz zwischen den feinporösen und den quellbaren Körpern. Der Gips zeigt bei der Wasseraufnahme keine Volumvergrößerung wie ein quellender Körper; selbst wenn also im letzteren das Wasser in vorgebildete Hohlräume einströmt, so müßten diese durch das Wasser erweitert werden, die kleinsten Teilchen des Körpers müssen sich voneinander entfernen, was bei einem festen, nicht quellbaren Körper offenbar nicht der Fall ist. Im Gegenteil, es kann sogar durch kapillares Eindringen von Wasser eine Verkleinerung bei nicht quellbaren Körpern eintreten, wie das ASKENASY (1900) an einem Satz von Deckgläschen beobachtet hat. — Quellbare Körper müssen also eine bestimmte Molekularstruktur haben, die der direkten Beobachtung unzugänglich ist und nur hypothetisch erschlossen werden kann.

Unter den Hypothesen der Molekularstruktur ist die NÄGELIsche, speziell mit Rücksicht auf das Quellungsvermögen entworfene, zweifellos diejenige, die den nachhaltigsten Einfluß auf botanischem Gebiete gehabt hat, und die auch heute noch eine gewisse Bedeutung beanspruchen kann. Da indes wesentliche Teile von ihr als widerlegt zu betrachten sind, so dürfte es unseren Zwecken am besten entsprechen, wenn wir nur so viel von ihr hier mitteilen, als wir nötig haben. NÄGELI (1858) denkt sich den quellbaren Körper aus kleinsten Teilchen zusammengesetzt, die größer als die Moleküle sein sollen, und die er Micellen nennt. Da die Gründe für die Annahme von Micellen nicht mehr ganz stichhaltig sind, wollen wir auf diesen Begriff keinen Nachdruck legen. Die Micellen liegen nun im trockenen Körper dicht aneinander, ohne lufterfüllte Räume zwischeneinander zu lassen; sie müssen also polyedrische Gestalt haben. Der Zusammenhang des Ganzen wird durch die gegenseitige Anziehung der Micellen hergestellt. Da aber außerdem eine Anziehungskraft für Wasser besteht, so sucht sich jedes Micell mit einer Wasserhülle zu umgeben. Das ist aber nur möglich, wenn die Anziehungskraft zum Wasser die Anziehung zwischen den Nachbarmicellen überwindet. Diese rücken also bei Wasserzusatz auseinander, und so erklärt sich ohne weiteres die Volumzunahme des quellenden Körpers. Soll diese aber eine begrenzte sein, so muß bei weiterem Eindringen von Wasser der Widerstand, den die Entfernung der Micellen verursacht, rapid wachsen. NÄGELI macht die Annahme, die Anziehungskraft zwischen Substanz und Wasser nehme in einem schnelleren Verhältnis ab, als die Anziehungskraft zwischen den Micellen, die erstere sei also einer höheren Potenz der Entfernung umgekehrt proportional als die letztere. Dann wird aber auch nicht alles im gequollenen Körper enthaltene Wasser gleich fest gehalten werden. Am festesten gebunden sind die der Oberfläche des Micells benachbarten Teile;

der Entfernung von dieser nimmt die Beweglichkeit des Wassers zu, und es ist sehr wahrscheinlich, daß gar nicht alles imbibierte Wasser innerhalb der Anziehungssphäre der Micellen liegt; es kann auch kapillar in kleinen Hohlräumen festgehalten werden, die beim Quellen entstehen. Tatsächlich haben REINKES (1879) Versuche bei Laminaria sehr deutlich die verschieden feste Bindung des Quellungswassers gezeigt[1]). Ließ er ein Stück Laminarialaub, das 1,026 g Wasser aufgenommen hatte, an der Luft eintrocknen, so verdunsteten in successiven Stunden folgende Mengen in mg: 148 115 105 91 74 84 68 57 51 51 und später noch weniger. Ebenso konnte aus einem voll aufgequollenen Laminarienstück bei großem Wassergehalt schon durch ganz geringe Drucke Wasser ausgepreßt werden, während bei geringem Wassergehalt große Drucke dazu nötig waren. Wenn z. B. die Laminaria zu 75 Proz. aus Wasser und 25 Proz. fester Substanz bestand, konnte durch einen Druck von 2 Atmosphären Wasser abgepreßt werden; bei einem Gehalt von 43 Proz. Wasser und 57 Proz. fester Substanz aber waren zum gleichen Zweck 40 Atmosphären nötig. Entsprechend kann man durch starken Druck die Quellung verhindern; es wird also bei der Quellung Arbeit geleistet, die recht beträchtlich ist. So zeigte RODEWALD (1895), daß es eines Druckes von 25—32 Atmosphären bedarf, um trockene Stärke am Aufquellen zu verhindern, und bekannt ist, daß man durch quellende Körper bedeutende mechanische Leistungen erzielen, daß man z. B. durch quellendes Holz Steine sprengen, durch quellende Erbsen Schädel in die einzelnen Knochen zerlegen kann. Unter diesen Umständen begreift man, daß lufttrockene quellbare Körper immer noch nennenswerte Mengen von Wasser festhalten und daß sie außerdem auch aus feuchter Luft Wasserdampf zu kondensieren vermögen.

Hand in Hand mit der Wasseraufnahme geht nun eine beträchtliche Veränderung der mechanischen Eigenschaften des quellenden Körpers. War die trockene Substanz spröde und wenig dehnbar, so wird sie im aufgequollenen Zustand geschmeidig und dehnbar, jedoch nimmt ihre Elastizität und ihre Festigkeit (gegen Biegung und Druck) sehr bedeutend ab. Es ist aber sehr bemerkenswert, welch große Wassermengen in einen Körper eingelagert werden können, ohne daß er seine Festigkeit ganz verliert, ohne daß er zur Flüssigkeit wird. Nach NÄGELI enthält die gallertige Zellmembran gewisser niederer Algen auf 100 Teile Wasser nur $\frac{1}{2}$ Teil Trockensubstanz; damit ist aber noch lange nicht die äußerste Grenze erreicht, denn nach VAN GERICHTEN (1876) hört bei Apiin, einem Glykosid der Petersilie, die Fähigkeit, eine Gallerte zu bilden, erst auf, wenn man 1 Teil dieser Substanz in mehr als 8000 Teilen Wasser löst. Wie aber bei so gewaltiger Entfernung der einzelnen Moleküle voneinander, die schon bei den genannten Algenmembranen den Durchmesser der Moleküle um ein Vielfaches übertreffen muß, noch die Eigenschaften eines festen Körpers gewahrt werden können, ist nicht leicht verständlich und drängt unwillkürlich zur Annahme einer anderen Struktur, als wir sie bisher voraussetzten. Wir suchen eine Struktur, die bei großer Wassereinlagerung doch immer noch genügende Festigkeit bewahrt. Ei[illegible] hätten wir z. B., wenn wir uns die quellbare Substanz vo[illegible]setzt vorstellen, so daß sie aus kleinen

1) In die[illegible] freilich auch größere Hohlräume mit kapillarer Wasserfüllun[illegible], eine Rolle spielen!

Partikelchen bestände, die nach allen Richtungen des Raumes in der Art miteinander verbunden sind, wie die Maschen eines Netzes in der Ebene, oder noch besser, wenn wir uns die Waben eines Seifenschaumes vergegenwärtigen und die Wabenwände aus der quellbaren Substanz gebildet, den Wabeninhalt von Wasser eingenommen denken. Solche Waben hat BÜTSCHLI (1892—1898) in weiter Verbreitung in allen quellbaren Körpern, so auch in Zellmembranen und im Protoplasma, nachgewiesen (vgl. aber S. 12). Er legt Wert darauf, daß der Durchmesser der Waben überall von ähnlichen Dimensionen ist und ungefähr 1 μ beträgt. Gerade im Protoplasma dürften aber diese kleinsten sichtbaren Waben durch alle Uebergänge mit den größeren Vakuolen verbunden sein. Als Inhalt der Waben nimmt BÜTSCHLI eine verdünnte Lösung des quellenden Körpers an, die sich beim Wasserverlust konzentriert und so osmotisch wirkt. Die Spannung der Wabenwände wäre also eine Spannung durch osmotischen Druck. Neben anderen Schwierigkeiten dürfte dieser Annahme, speziell bei der Zellmembran, der Umstand entgegenstehen, daß von einer Lösung von Zellulose im Wasser gar nicht die Rede sein kann. BÜTSCHLI ist aber auch nicht der Ansicht, daß die Wabenwände bei der Quellung nur durch den Druck des Wabeninhaltes gestreckt werden, er hat vielmehr ausdrücklich erklärt, daß auch in die Wabenwände selbst Wasser aufgenommen werde, wodurch sich eben quellbare Körper von nicht quellbaren unterscheiden: denn es ist zu betonen, daß auch nicht quellbare Körper Wabenstruktur besitzen können. Die Wasseraufnahme in die Wabenwände aber denkt sich BÜTSCHLI als einen chemischen Prozeß, als eine Hydratbildung, und er vermutet, daß dieses Wasser durch Druck nicht ausgepreßt werden kann, daß also in REINKES oben angeführten Versuchen nur Wasser aus den Waben selbst, sowie aus den größeren Hohlräumen des Objektes ausfloß. Man könnte aber sehr wohl die NÄGELIsche physikalische Vorstellung der Wasseraufnahme auf die Wabenwände übertragen und so die NÄGELIsche mit der BÜTSCHLIschen Theorie kombinieren. Dabei ist noch darauf aufmerksam zu machen, daß (wie oben S. 483 schon angedeutet) die Existenz intermicellarer Hohlräume, die den BÜTSCHLIschen Waben entsprechen, auch schon von NÄGELI diskutiert worden war (NÄGELI 1858, 342).

Wie nun auch die Entscheidung in dieser Beziehung fallen wird, jedenfalls müssen sich die Wabenwände bei der Quellung vergrößern, und der Wabenraum muß mehr Wasser fassen können, Wasser, das nicht im Bereich der Attraktionskraft der Micellen steht. Sehr wichtig ist dann die Beobachtung BÜTSCHLIS, daß beim Austrocknen eines gequollenen Körpers die Wabenwände einsinken und sich einander bis zum Verschwinden des Lumens nähern. Ein volles Verständnis für das Verschwinden der Waben beim Trocknen und ebenso für ihr Wiedererscheinen beim Wasserzutritt können wir aber erst später gewinnen, wenn wir von den Erscheinungen der Kohäsion gesprochen haben (S. 495).

Die Volumveränderungen, die mit der Quellung bezw. mit dem entgegengesetzten Vorgang, der Schrumpfung, verbunden sind, geben nun den quellbaren Körpern die Fähigkeit, Bewegungen auszuführen, und mit der Betrachtung dieser kehren wir zu den hygroskopischen Bewegungen zurück, von denen wir ausgingen. Wenn freilich die Quellbarkeit eines Körpers nach allen Richtungen hin gleich ist, dann

wird er selbst oder seine Teile nur geradlinige Bewegungen ausführen können, die uns nicht weiter interessieren. Die Krümmungen, Windungen und Drehungen der hygroskopischen Organe aber können offenbar nur dann zustande kommen, wenn die Quellbarkeit nach verschiedenen Richtungen eine verschiedene ist, wenn Schichten verschiedener Quellbarkeit in Antagonismus treten. Wir nennen die beim Austrocknen am meisten schrumpfende Schicht die „Kontraktionsschicht“ oder „dynamische Schicht“, die am schwächsten sich verkürzende dagegen „die Widerlage“. Ungleiche Quellbarkeit aber kann einmal durch verschiedene Beschaffenheit des quellenden Körpers, also in unserem Fall der Zellmembran, bedingt sein, wobei man im allgemeinen an chemische Differenzen denken wird, während NÄGELI auch physikalische, speziell verschiedene Größe der Micellen, annahm. Andrerseits kann aber auch durch den Bau der Membran eine differente Quellbarkeit nach verschiedenen Richtungen ermöglicht sein. Sowohl die reine NÄGELIsche Micellartheorie wie die BÜTSCHLIsche Wabentheorie können eine Erklärung für solche ungleiche Quellung geben. Wir wollen uns an die tatsächlichen Beobachtungen halten, ohne auf ihre Theorie einzugehen; und diese ergeben ganz allgemein, daß eine nicht isodiametrische Zelle nach ihren drei Hauptrichtungen ungleich quellbar ist. Es zeigt sich nämlich die größte Quellbarkeit in einer langgestreckten Zelle in radialer Richtung, also senkrecht zu den einzelnen konzentrischen Schichten, aus denen die Wand aufgebaut ist; geringer ist die Quellbarkeit in tangential querer Richtung; am geringsten in der Längsrichtung. Entsprechend ist natürlich das Verhalten beim Schrumpfen: denken wir uns um einen Punkt im Innern der gequollenen Zellwand eine Kugelfläche gelegt, so geht diese beim Austrocknen in ein Ellipsoid, „Schrumpfungsellipsoid“, über, dessen kürzeste Achse senkrecht zur Schichtung fällt, während die beiden anderen in einer tangentialen Richtung zu liegen kommen. Es muß aber nicht notwendig, wie oben gesagt, die längste Achse mit der Längsrichtung der Zelle zusammenfallen, sie kann auch schief oder quer verlaufen. Es wäre oft sehr schwierig, die Lage der Schrumpfungsachsen direkt durch Messung beim Austrocknen zu eruieren, und deshalb ist es von Wichtigkeit, zu wissen, daß es auch indirekte Methoden zu ihrer Bestimmung gibt. Einmal ist hier zu nennen die polariskopische Untersuchung, die zur Feststellung des optischen Elastizitätsellipsoids führt; die Erfahrung lehrt, daß dieses fast immer mit dem Schrumpfungsellipsoid der Lage der Achsen nach vollkommen übereinstimmt. Zweitens ist die Richtung der Verdickungsleisten, der Streifen und der Tüpfel zu beachten, denn diese Richtung stimmt mit der Lage der längsten Achse des Ellipsoids überein, in dieser Richtung also tritt die geringste Kontraktion beim Austrocknen ein. Die Lage der längsten Achse kann aber in einer Zelle an verschiedenen Wänden verschieden sein, sie kann z. B. in der Außenwand längs, in der Innenwand quer sein, ja sogar in successiven Schichten derselben Wand kann sie sich ändern.

Es wird sich nun für uns nicht darum handeln, die hygroskopischen Bewegungen generell und eingehend darzulegen; das hätte auch seine Schwierigkeiten, da nicht alle Autoren in der Deutung der komplizierter [illegible] llkommen übereinstimmen. Es sollen vielmehr hier nu[illegible] ben werden, die zur Illustration der wichtig[illegible] nen (ältere Literatur: KRAUS 1866,

HILDEBRAND 1873), Wir beginnen mit einfachen Krümmungen, wie sie uns z. B. bei Anastatica hierochuntica, der Jerichorose, entgegentreten, einer niedrigen Crucifere der Steppen der südöstlichen Mittelmeerländer. Bei der Fruchtreife trocknen die zahlreichen, sparrig abstehenden Zweige ein und verkürzen sich dabei auf der Oberseite sehr viel mehr als auf der Unterseite; sie krümmen sich also sämtlich nach innen und verwandeln die Pflanze in ein kugliges Gebilde. Beim Befeuchten strecken sie sich wieder, und dieses Spiel läßt sich beliebig oft wiederholen, und zwar an der abgestorbenen Pflanze. Aehnliche Krümmungen führen aber auch die lebenden Aeste unserer Bäume aus. GANONG (1904) hat gezeigt, daß diese offenbar durch Schwankungen des Wassergehaltes verursacht sind; es bleibt aber noch aufzuklären, ob wirklich der Wassergehalt der Zellhaut so beträchtliche Schwankungen aufweisen kann, während das Protoplasma am Leben ist. Bei Anastatica ist leicht zu zeigen, daß nur der Holzkörper die Krümmung bewirkt, und eine anatomische Untersuchung des Zweiges zeigt (VOLKENS 1884), daß dieser überwiegend aus Holzfasern besteht, aber exzentrisch gebaut ist; auf der mehr entwickelten Unterseite (Konvexseite) sind diese Fasern sehr viel stärker verholzt als auf der schwächer verdickten Oberseite. Die stark verholzten Fasern aber sind viel weniger quellbar als die schwach verholzten, und deshalb verkürzt sich die Oberseite des Zweiges beim Eintrocknen bedeutend stärker als die Unterseite. Die Einkrümmung ist also hier durch Differenzen in der Quellbarkeit der antagonistischen Gewebemassen bedingt. Auf ähnliche Weise kommt (STEINBRINCK 1878) bei Geranium die nach außen konkave Einkrümmung der fünf Fruchtgrannen zustande, die sich nach einer gewissen Austrocknung mit einem Ruck von der Mittelsäule loslösen und dabei die Samen ausschleudern.

Die Eröffnung zahlreicher trockener Kapseln (vgl. WEBERBAUER 1901, STEINBRINCK 1906) erfolgt nun im Prinzip in ähnlicher Weise. Ein Teil der Fruchtwand sucht sich nach außen umzukrümmen, und die Spannungen führen schließlich zu einem Riß an den Orten des geringsten Widerstandes, an Stellen, die häufig durch ganz bestimmte anatomische Struktur als Trennungslinien ausgebildet sind. Die Ursache der Spannungen liegt aber zumeist nicht in der verschiedenen Quellungsintensität der antagonistischen Zonen, sondern in der differenten Anordnung der Achsen des Schrumpfungsellipsoids, die sich äußerlich in der Lagerung der Zellen, in dem Verlauf der Schichtung oder in der Richtung der Streifung der Zellwand manifestiert.

Wir wollen diese verschiedenen Möglichkeiten durch einige Beispiele illustrieren:

1. Differente Lagerung antagonistischer Zellen.

Bei Syringa findet sich in der Wand der Kapselklappen eine Hartschicht, die allein die Krümmung bewirkt, und die aus sechs Reihen langgestreckter, derbwandiger Zellen besteht, von denen die innersten längs, die äußersten schräg und quer gelagert sind. Wenn nun auch diese Zellen überall gleich geartet sind, d. h. in Bezug auf ihre Quellbarkeit keine Unterschiede aufweisen, so muß doch schon durch ihre Lagerung eine Austrocknungskrümmung zustande kommen. Es verkürzen sich ja die Zellen in ihrer Längsrichtung weniger als in Bezug auf den Querdurchmesser: es muß sich demnach die Außenseite der Klappe der Länge nach mehr kontrahieren als die Innenseite; die

Klappe wird also nach außen konkav. Es ist aber nicht nötig, daß beide Antagonisten wie bei Syringa längsgestreckt und unter 90° gekreuzt sind, es genügt, wenn eine Zellschicht aus Fasern besteht, während ihr Widerpart aus isodiametrischen Zellen aufgebaut ist. So finden wir z. B. in der Fruchtwand von Veronica die Epidermiszellen der Innenseite als derbe Fasern ausgebildet, und ihnen wirkt ein weiter außen gelegenes, allseits gleichmäßig schrumpfendes Parenchym entgegen (STEINBRINCK 1878). Die Kontraktionsdifferenz zwischen diesem und der Innenepidermis ist aber in der Längsrichtung der Elemente dieser letzteren am größten, es muß also eine Krümmung nach außen, senkrecht zur Richtung dieser Elemente eintreten.

2. Differente Schichtung der Zellwand.

Als Beispiel führen wir die Kapselzähne von Linaria an (STEINBRINCK 1891). Unsere Fig. 128 *1* zeigt ein Stück eines medianen Längsschnitts durch die allein für die Krümmung in Betracht kommenden Teile dieser Zähne, d. h. durch die Innenepidermis und die anstoßende Hartschicht. Die Zellen, die hier dargestellt sind, erscheinen zwar keineswegs isodiametrisch, trotzdem kommt aber nicht der Lagerung der Zellen, sondern der Schichtung ihrer Zellmembran die maßgebende Rolle bei der Krümmung zu. Die beiden Zellenlagen unterscheiden sich sehr wesentlich in dem Verlauf der Membranschichten. In der Innenepidermis verlaufen dieselben fast durchweg parallel der Längsrichtung des Kapselzahnes, ebenso an der Innenwand der Hartschicht; im übrigen Teil der letzteren könnte man nach dem allgemeinen Habitus der einseitigen Verdickung einen ähnlichen Verlauf vermuten, d. h. die Verdickungsschichten könnten alle parallel der Außenwand dieser Zellen gelagert sein, wie in Fig. 128 *2*; tatsächlich aber sind die Schichten, wie ein Blick auf die Fig. 128 *1* zeigt, alle parallel den Horizontalwänden gelagert. Wenn nun, wie früher auseinandergesetzt, senkrecht zur Schichtung die maximale Kontraktion stattfindet, so muß der größte Teil der Hartschicht sich in der Längsrichtung der Kapsel viel bedeutender verkürzen als die Innenepidermis und die Hartschichtinnenwand. Messungen an den isolierten Schichten ergaben in der Tat an ersteren 10 Proz., an letzteren keine meßbare Verkürzung.

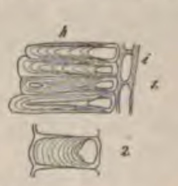


Fig. 128. *1* Längsschnitt durch einen Kapselzahn von Linaria vulgaris. *i* Innenepidermis, *h* Hartschicht. Vergr. ca. 300. — *II* Außenepidermiszelle von Dianthus prolifer im Querschnitt. Vergr. ca. 150. Nach STEINBRINCK (1891).

3. Differente Streifung der Zellwand.

Wir können das Beispiel der Linariakapsel kurz dahin charakterisieren, daß bei ihm der Unterschied zwischen der kürzesten Achse und einer längeren Achse des Schrumpfungsellipsoids ausgenutzt wird. Im Gegensatz dazu stehen nun die Fälle, bei denen die Differenz zwischen der längsten und der mittleren Achse zur Geltung kommt; die Krümmung läßt sich hier demnach auf die Streifung der Membranen zurückführen. a) Die Kapseln von Campanula (STEINBRINCK 1895) öffnen sich in ähnlicher Weise durch Klappen wie die vo[illegible] Der Bau und Mechanismus derselben ist aber bei beiden Pfl[illegible]lich

verschieden. Bei Campanula fehlt das Sklerenchym, die Krümmung wird durch Parenchym bewerkstelligt und kommt zum Teil schon durch die Gestalt der Zellen zustande; die äußeren Parenchymschichten sind nämlich kurz, nach innen nimmt die Länge zu, die innersten sind die längsten. Nach den früheren Auseinandersetzungen muß schon hierdurch eine Krümmung der Klappe konkav nach außen gesichert sein, Es kommt aber noch als zweites Moment die Streifung der Zellmembran hinzu, die in der Lage der Tüpfel ihren Ausdruck findet: die äußeren Zellen haben quergelagerte Tüpfel, und in den folgenden Schichten gehen die Tüpfel durch die linksschiefe Lage in die Längsrichtung über. Da nun, wie wir gesehen haben, die Längsachse des Schrumpfungsellipsoids in die Richtung der Tüpfelstreckung zu liegen kommt, so wird in den dynamischen Außenzellen die mittlere Schrumpfungsachse ausgenützt, und sie arbeitet gegen die größte Achse in der Widerlage, d. h. den inneren Zellen. — b) Ein Wechsel in der Streifung kann aber auch in der einzelnen Zelle sich vollziehen, und wir haben z. B. bei Saponaria den Fall, daß bei der Kapselöffnung der Hauptsache nach nur die Außenepidermis in Betracht kommt, deren stark verdickte Außenwand die Kontraktionsschicht bildet, während Radialwände und Innenwand als Widerlage fungieren. Nun sind freilich nicht, wie man erwarten könnte, auf der Außenwand Querporen, auf der Innenwand Längsporen, sondern der Unterschied zwischen beiden ist ein anderer. Nach STEINBRINCK (1891) ist die Innenwand mit zahlreichen scharf markierten, schmalelliptischen Querporen besetzt; auf der Außenwand dagegen werden die Tüpfel verschwommener, weniger zahlreich und länger gestreckt, und sie gehen schließlich, an der Stelle maximaler Krümmung, in dunkle, schmale Streifen über, die von einer Radialwand quer bis zur anderen laufen und mit hellen Streifen abwechseln. Es ist leicht einzusehen, wie bei dieser Konstruktion die nötige Kontraktionsdifferenz zwischen Außen- und Innenwand zustande kommt; die Innenwand mit den kurzen Querporen schrumpft eben viel weniger als die Außenwand. Erwähnt sei noch, daß STEINBRINCK (1891) das eben besprochene Prinzip bei Dianthus prolifer im Extrem ausgebildet fand; hier wirken die äußersten Schichten der Epidermisaußenwand dynamisch, die innersten Schichten derselben Wand als Widerlage, es liegen also die Antagonisten in ein und derselben Zellwand. — Die Art unserer Darstellung könnte den Gedanken erwecken, als ob in jedem Einzelfalle einer hygroskopischen Krümmung immer nur eines der drei Prinzipien (qualitative Differenzen in der Quellungsfähigkeit der Membran, Differenzen in der Schichtung, Differenzen in der Streifung) zur Verwendung käme. Das ist aber nicht der Fall; vielmehr werden in der Regel Kombinationen dieser Möglichkeiten in der Natur eintreten. Nur im Interesse der Kürze haben wir es vermieden, auf diese in jedem Einzelfall hinzuweisen.

Wir wenden uns jetzt von den Krümmungen in einer Ebene zu den komplizierteren Erscheinungen des Windens und Tordierens (man vgl. hierzu NÄGELI und SCHWENDENER 1877). Auch hier sind wieder dieselben Bauprinzipien möglich, doch müssen wir es uns versagen, sie mit gleicher Ausführlichkeit zu verfolgen, wie wir es bei den einfachen Krümmungen taten. Sehr auffallende Windungen treffen wir an den beiden Klappen, in die sich die Hülse der Papilionaceen bei der Reife zu zerspalten pflegt. Den Habitus der W-

ı zeigt Fig. 129; die Innenwand der Fruchtschale kommt bei indung nach innen zu liegen. Die anatomische Untersuchung daß der inneren Epidermis eine Hartschicht anliegt, die allein indungen herbeiführt (ZIMMERMANN 1881, S. 25). Ihre Zellen ımt und sonders längsgestreckt, aber die :en sind stark kontraktionsfähig (15 Proz.), ıßersten gar nicht. Anatomische Unter- ɜ zwischen diesen Fasern hat man zwar können, wahrscheinlich sind aber nicht sondern die noch nicht aufgedeckten ıchen Differenzen für das verschiedene lten maßgebend. Lägen diese Fasern nun ıl zu der Längsstreckung der Hülse, so n sich beide Klappen einfach konkav nach einkrümmen müssen; tatsächlich aber die Fasern einen spitzen Winkel mit der achse der Hülse und so kommt es, daß rümmung, die zur Faserrichtung quer ist, zur Hülsenachse verläuft. Man kann liesen Erfolg an gewöhnlichem Schreib- klar machen. Dieses zeigt nämlich in seiner Längs- Breitenrichtung ein differentes Schrumpfungsvermögen. Die nten Richtungen sind aber bei liniiertem Papier durch die . gegeben. Schneidet man nun gleichgroße Rechtecke parallel und ɜcht zu den Linien (Fig. 130*a* u. *b*) verklebt sie mit ihren Flächen ıchtem Zustand, so krümmt sich ɜanze beim Eintrocknen einfach wie das Fig. 130*c* zeigt. Werden zwei Rechtecke (Fig. 130*d, e*) ver- deren Linien sich unter spitzem ɜl schneiden, so nehmen sie nach Austrocknen Schraubenform an .30*f*) (STEINBRINCK 1906). — Wenn nach den Untersuchungen von ERMANN feststeht, daß die Hart- ıt der Leguminosen allein ausreicht, lie Hülse zu krümmen, so kann die Außenepidermis, wie STEIN- ɜK betonte (1873, S. 17), unter- ınd mitwirken. Die Epidermis- . sind nämlich längsgestreckt und ich mit den Faserzellen gekreuzt, rch, wie wir wissen, eine Kontrak- lifferenz zwischen beiden auftreten Im Hinblick auf das Folgende ist ir uns wichtig, zu betonen, daß ungen aus dem Gegenspiel zwischen ɜrmis und Fasern auch dann resultieren müßten, wenn innerhalb Fasergruppe die von ZIMMERMANN aufgefundene Differenz bestände, wenn also alle Fasern sich ganz gleich verhielten. Interessanter sind die Schraubenwindungen an den unteren Teilen



Fig. 129. Hülse von Orobus vernus. Nach KERNER, Pflanzenleben 2, 773.

Fig. 130. Erklärung im Text.

der Grannen von Erodium (Fig. 131 *A*), denn hier erfolgt die Windung s c h i e f zu der Längsrichtung der Fasern, aus denen sich die Granne zusammensetzt (wenn wir von Epidermis und Parenchym absehen, die bei der hygroskopischen Bewegung ganz unwirksam sind). Die derbwandigen Fasern bilden von außen nach innen vier Zonen, die allmählich ineinander übergehen (STEINBRINCK 1895):

Z o n e I: Querporige Fasern, die sich in isoliertem Zustand beim Austrocknen nur mäßig nach außen krümmen.

Z o n e II: Fasern, die auf der Außenwand quere oder schwach nach rechts aufsteigende, auf der Innenwand steilere, links aufsteigende Poren tragen. Diese ganze Zone, wie auch jede einzelne Zelle derselben, windet, nach Loslösung von den übrigen Teilen, beim Austrocknen in gleichem Sinne wie die Granne selbst.

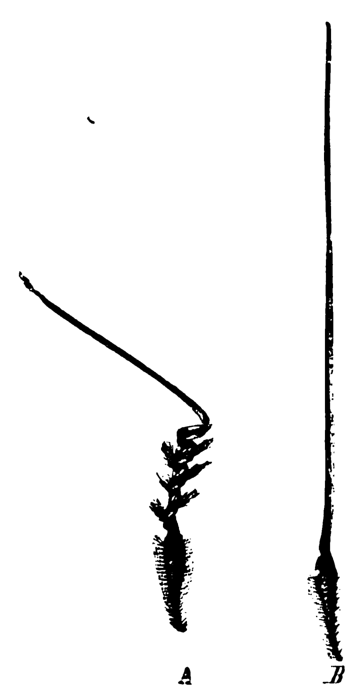


Fig. 131. Teilfrüchte von Erodium. *A* In trockenem Zustande. *B* In feuchtem Zustande, geradegestreckt. Aus „Bonner Lehrbuch".

Z o n e III: Längsporige Fasern, die beim Austrocknen gestreckt bleiben.

Z o n e IV: Steil rechtsschraubige Fasern. Diese Zone windet in isoliertem Zustand bei Wasserverlust r e c h t s, also umgekehrt wie die ganze Granne.

Es ist demnach klar, daß die Zone II allein oder im Antagonismus mit den anderen Zonen die Windung der Granne verursachen muß. In ihr aber zeigt schon jede einzelne Zelle das Bestreben, zu winden. Eine Erklärung dafür zu finden, wird uns nicht schwer fallen, wenn wir die einzelne Faser dieser Zone mit den Hülsen der Papilionaceen vergleichen. Die queren oder schwach rechts ansteigenden Poren der Außenwand der Zellen zeigen uns die lange Achse des Schrumpfungsellipsoids an; sie stimmt mit der durch die Lagerung der Epidermiszellen der Hülse (S. 489) gegebenen überein. Auf der Innenwand dagegen ist gerade wie bei der Hülse diese Achse mit der äußeren ungefähr gekreuzt. — Daß aber bei gegebenem Windebestreben der Einzelzellen auch die ganze Zone II windet, ist leicht verständlich; ebenso, daß die Zonen I und III diese Windung nur verstärken können. Tatsächlich beobachtet man denn auch, daß Zone II in Verbindung mit I oder mit III oder mit beiden windet; tritt endlich noch Zone IV hinzu, so wird deren entgegengesetztes Windebestreben überwunden.

Die letztgenannte Zone windet übrigens aus anderen Gründen, als die bisher betrachteten Zonen. In Zone I—III handelt es sich um einen Antagonismus zwischen „g e k r e u z t e n e b e n e n P l a t t e n", d. h. zwischen ebenen Schichten, deren Schrumpfungsachsen gekreuzt sind (STEINBRINCK 1888). Diese Platten können verschieden verteilt

ein: a) sie nehmen Vorder- und Hinterwand einer Zelle ein Zone II); b) sie sind in verschiedenen Zellen angebracht; beide Lagerungen sind vereinigt. Unter allen Umständen haben hier ie Radialwände der Zellen quergestellte Poren und sie spielen emnach keine Rolle bei der Windung. Bei der Zone IV von Erodium nden wir aber die Poren in einer kontinuierlichen rechtsläufigen chraubenlinie, die von der Vorderwand über die Seitenwand nach er Rückenwand etc. verläuft. Hier handelt es sich also nicht um wei gekreuzte Platten, sondern um ringsum schraubig gebaute Elemente. Ist die Wand solcher Elemente gleichmäßig quellbar, so müssen sie, wie ZIMMERMANN gezeigt hat, jedes für sich tordieren. Wie aber ein Komplex rein-tordierender Zellen im Gewebeverband Windung herbeiführen kann, läßt sich leicht durch einen Versuch veranschaulichen. Man belege einen geraden bandförmigen Streifen Papiers der Länge nach dicht mit Stücken tordierender Säulchen der Stipagranne, verbinde diese untereinander und mit dem Papier durch ein Klebmittel und überlasse das Ganze der Austrocknung an der Luft, so wird dasselbe enge Linkswindungen zeigen, deren Außenseite der Papierstreifen einnimmt" (STEINBRINCK 1888, S. 392).

Das zuletzt angeführte Beispiel zeigt schon die nahen Beziehungen, die zwischen der Windebewegung und der nun noch zu besprechenden Torsion bestehen. Wir haben gesehen, daß die einzelnen Zellen tordieren müssen, wenn sie schraubig angeordnete Poren besitzen. Es kann nun auch ein ganzes Organ infolge gleichmäßiger Torsion seiner einzelnen Elemente tordieren. Als DARWIN (1876) feuchte Stipagrannen zu einem Bündel vereinigte und dieses dann austrocknen ließ, trat Torsion ein; aber es scheint, daß in der Natur dieses Prinzip nicht zur Anwendung gelangt (Anemone? EICHHOLZ 1885, S. 554). Sehr viel häufiger sehen wir jedenfalls Torsion des ganzen Organs eintreten infolge des Windungsbestrebens der Elemente, die in konzentrischen Lagen angeordnet sind. Die Torsion muß ja auf einer relativen Verlängerung der Peripherie gegenüber den zentralen Partien beruhen. Tordieren wir nun ein Bündel paralleler Fasern, so zeigt sich, daß jede Faser, mit Ausnahme der zentralen, in eine Schraubenlinie übergeführt wird; es muß also umgekehrt auch durch das Winden der einzelnen Elemente Torsion des Ganzen zustande kommen können. Tatsächlich spielen z. B. gerade bei Stipa, auf die wir uns beschränken wollen, windende Zellen vom Bau derjenigen der Zone IV von Erodium eine Hauptrolle, und es kommt nur noch der eine wichtige Umstand hinzu, daß nämlich diese Fasern eine von außen nach innen fortschreitende Befähigung zur longitudinalen Wassereinlagerung besitzen, also beim Austrocknen im Zentrum sich mehr verkürzen als in der Peripherie.

Zum Schlusse noch ein paar Worte über die biologische Bedeutung der besprochenen Bewegungen! Sie stehen fast alle in Beziehung zur Verbreitung der Samen. Bei der großen Mehrzahl der Fälle werden die Früchte durch Austrocknung geöffnet: es heben sich Teile der Fruchtwand ab, die Samen können nun aus der Kapsel ausfallen. Es gibt aber auch eine ganze Reihe von Pflanzen, deren Früchte sich bei trockenem Wetter schließen und bei feuchtem öffnen, dahin gehört die obengenannte Anastatica, Mesembryanthemum und manche andere. Vollkommener sind die Früchte eingerichtet, die ihre Samen auszuschleudern vermögen; das ist der Fall bei

Geranium, den windenden Leguminosenhülsen und bei manchen anderen nicht erwähnten Pflanzen, z. B. Viola, Oxalis. Die Früchte oder Samen endlich, die lange tordierende Grannen haben, wie Erodium, Stipa, aber außerdem noch viele andere Gramineen, manche Anemonen etc. sind imstande, sich durch die Torsionen der Granne in den Erdboden einzubohren.

Wir wollen nun noch eine Gruppe von Bewegungserscheinungen studieren, die an Antheren bezw. an Sporangien zu beobachten sind; sie führen zur Entlassung eventuell auch zur Ausschleuderung der Pollenkörner oder der Sporen und wurden bis vor kurzem ebenfalls als Schrumpfungsbewegungen gedeutet. Wir betrachten zunächst die Sporangien der Farne, speziell die der Polypodiaceen. Es sind das gestielte, linsenförmige Körper, deren von einer einzigen Zellschicht gebildete Wand die Sporen umschließt. Die Zellen der Wand sind im allgemeinen flach-polyedrisch und dünnwandig; den Rand der „Linse" aber bildet ein vom Stiel ausgehender mehr oder minder geschlossener Ring (Annulus), der aus hufeisenförmig verdickten Zellen besteht (Fig. 132 *a*). Stark verdickt ist die innere Tangentialwand dieser Zellen, unverdickt die Außenwand; auf den Radialwänden nimmt die Wanddicke von innen nach außen allmählich ab. An der Stelle nun, wo der Ring aufhört, oder genauer gesagt, wo er aufhört aus solchen verdickten Zellen zu bestehen (Fig. 132 *1* bei *st*), entsteht beim Reifen des Sporangiums durch die Kontraktion des Annulus ein Riß; das Sporangium nimmt die Gestalt der Fig. 132 *2* an, die Sporen können ausfallen. Die Kontraktion des Annulus, die offenbar mit seinem Wasserverlust zusammenhängt, schreitet langsam vorwärts und kann schließlich so weit gehen, daß er wieder einen Kreis beschreibt, wobei aber jetzt seine frühere Innenseite nach außen gekehrt ist. In diesem Moment tritt eine ganz neue Erscheinung auf: mit einem plötzlichen Ruck schnellt der Ring zurück und gewinnt ungefähr seine ursprüngliche Lage und Gestalt wieder. Dabei prallt er mit großer Energie an die Unterlage an, schleudert das ganze Sporangium eventuell mehrere Zentimeter hoch in die Luft und bewirkt so die Ausstreuung der noch am Sporangium haftenden Sporen. Betrachtet man den Annulus während der Oeffnung des Sporangiums genauer, so zeigt sich, daß seine Zellen eine auffallende Deformation durchmachen. Das in ihnen enthaltene Wasser verdunstet, das Zellinnere verkleinert sich, indem die dünne Außenwand nach innen konkav wird, während die Seitenwandungen an ihren äußeren Enden sich nähern. So wird also die Außenlinie des Ringes allmählich immer kürzer, und damit findet die Einkrümmung des Ringes ihre einfache Erklärung. Die Einstülpung der Außenwände der einzelnen Ringzellen und ihr Gehalt an flüssigem Wasser zeigen aber klar, daß es sich hier nicht um eine „Schrumpfung" handelt.

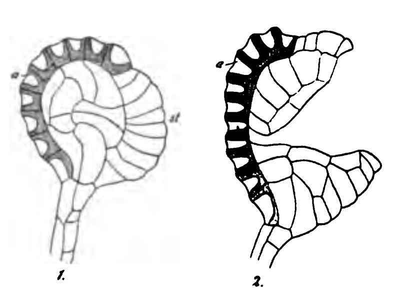


Fig. 132. Polypodiaceen-Sporangium. *st* Stomium, *a* Annulus. *1.* Ungeöffnet, *2.* geöffnet.

Fragen wir aber nach der Ursache der Deformation der Zellen, die schließlich dahin führt, daß die Außenwand sich dem Boden der Zelle nähert, und daß die Außenkanten der Radialwände sich berühren, so müssen wir da auf die Kohäsion des Füllwassers der Zellen und auf dessen Adhäsion an die Membran hinweisen (STEINBRINCK 1898, 1903). Bei Gelegenheit der Besprechung der Wasserbewegung in der Pflanze haben wir schon erfahren, daß die Kohäsion des Wassers eine sehr beträchtliche ist; da die Adhäsion an die Membran ungefähr von gleicher Größenordnung ist, so bedarf es also eines Zuges von vielen Atmosphären, um die Wasserteile voneinander oder von der Zellwand loszureißen. Mit dem Eintritt der Verdunstung gerät, so müssen wir uns die Sache vorstellen, das Wasser im Innern der Zelle in Zugspannung; unter dem Einfluß seines Zuges erfolgt die geschilderte Deformation der Zelle. Wäre die Zellmembran nicht deformierbar, so müßte bald ein Reißen des gedehnten Wassers eintreten und im Zellinnern entstände ein luftleerer Raum, oder der Riß entstände zwischen Wasser und Membran, und es träte sofort Luft durch die letztere. Man hat geglaubt, solche Bewegungen, die wir jetzt am Farnannulus kennen gelernt haben, und die wir im Gegensatz zu den durch Quellung oder Schrumpfung bewirkten als Kohäsionsbewegungen bezeichnen, könnten nur dann zustande kommen, wenn die Membran der Zelle für Luft impermeabel sei. Dann müßte aber ihr Vorkommen ein sehr beschränktes sein und speziell bei den Farnsporangien könnten sie nicht auftreten, denn die Außenwand der Annuluszellen ist tatsächlich für Luft durchlässig. Das Eindringen von Luft ins Zellinnere wird aber zunächst dadurch unmöglich gemacht, daß jedes kleinste Luftbläschen ja notwendigerweise die Adhäsion des Wassers an die Wand zu überwinden hat.

So übt also das Füllwasser der Ringzellen beim Verdunsten einen mächtigen Zug auf die Wandungen aus und spannt sie elastisch. Schließlich aber wird diese Spannung so groß, daß sie die Kohäsion des Wassers überwindet; die Wassermasse im Zellinnern wird durchgerissen, und die Zellmembranen nehmen ihre ursprüngliche Gestalt wieder an, der Ring krümmt sich mit plötzlichem Ruck in seine alte Ruhelage zurück. Seine Zellen erscheinen jetzt dunkel, sie enthalten nur noch wenig an den Wänden verteiltes Wasser, im übrigen einen Raum, der wohl gewöhnlich als „mit Luft erfüllt“ bezeichnet wird. Nötig ist das Eindringen von Luft aber zur Ausführung des „Springens“ nicht, denn dieses tritt auch dann auf, wenn die Sporangien bei minimalem Druck unter der Luftpumpe austrocknen (SCHRODT 1897); in diesem Fall nimmt dann also ein l u f t l e e r e r Raum das Zentrum der Annuluszellen nach dem Springen ein.

Die Art und Weise, wie die Antherenfächer der Phanerogamen sich öffnen, stimmt nach den Untersuchungen von STEINBRINCK (1898, 1899a) im wesentlichen mit dem Aufspringen der Farnsporangien überein. Jedes der vier Fächer der Anthere, die mit Pollenkörnern erfüllt sind, besitzt nach außen eine Wand, die im Zustand der Reife vielfach nur aus 2 Zellagen besteht. Die Pollenkörner gelangen dadurch ins Freie, daß diese Wand sich bogig zurückkrümmt. Hierbei spielt die äußere Zellage der Antherenwand keine Rolle; nur die innere enthält die dynamischen Elemente, die gewöhnlich als „fibröse“ n bezeichnet werden. Es sind das Zellen, deren faserförmige

Verdickungsleisten sehr charakteristisch angeordnet sind (Fig. 133). Sie laufen nämlich an den Seitenwänden in bestimmten Abständen ungefähr parallel nach innen zu und bedecken einen größeren oder geringeren Teil der Innenwand, indem sie hier radial zu einem Stern zusammentreten; die Außenwand lassen sie ganz frei. Die Analogie mit den Annuluszellen der Farne leuchtet ein. Der Umstand aber, daß die Seitenwände hier nicht gleichmäßig verdickt sind, bewirkt eine Differenz in ihrem Verhalten gegenüber den genannten Farnzellen. Auch die fibrösen Zellen verlieren beim Eintrocknen ihr Füllwasser und erfahren dadurch eine Deformation. Die Deformation besteht hier ebenfalls in erster Linie darin, daß der Durchmesser der Zelle auf der Außenseite der Anthere verkürzt wird, weil die Innenseite durch die Verdickungsschichten gefestigt ist. Aber die Veränderung der Gestalt äußert sich hier nicht in einer Einstülpung der Außenwand, sondern in einer sehr bedeutenden Kontraktion der Radialwände in der Richtung senkrecht zu den Verdickungsstreifen, so daß diese sich bedeutend nähern (Fig. 133 *IV*). Die Verkürzung dieser Wände kann 50, 60, selbst 70 Proz. betragen (Schwendener 1899; Steinbrinck 1901, S. 554). Wäre sie die Folge eines einfachen Schrumpfungsprozesses, so wäre diese Verkürzung eine ganz extreme, wie sie bei keiner anderen Zellwand nachgewiesen ist. Zudem hat Steinbrinck gezeigt, daß sie schon eintritt, während das Lumen der Zelle noch mit Wasser erfüllt ist, und damit ist bewiesen, daß sie nicht durch Schrumpfung zustande kommen kann.

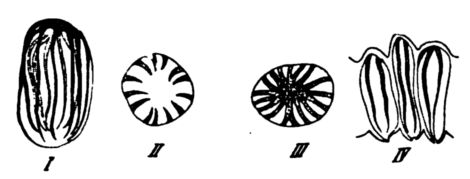


Fig. 133. Lilium candidum, Anthere. *I* Isolierte Faserzelle, in feuchtem Zustand. *II* Außenansicht derselben. *III* Innenansicht derselben. *IV* Faserzellen eines ausgetrockneten Antherenquerschnittes. Nach Steinbrinck (1895). Vergr. 150.

Tatsächlich ist denn auch der Vorgang ein ganz anderer. Unter dem Einfluß des Zuges, der vom Füllwasser ausgeht, legen sich die dünnen, zwischen den Fasern befindlichen Teile der Radialwand in Längsfalten und ermöglichen so die Volumabnahme der Zelle. Abgesehen von diesen Faltungen, die man am besten auf einem guten Tangentialschnitt durch die Anthere wahrnimmt, besteht aber noch ein weiterer Unterschied gegenüber den Annuluszellen. In dem Moment, wo die elastisch gebogenen Fasern die Kohäsion des Füllwasers überwinden, wo also eine Blase im Zellinnern erscheint, tritt nicht wie beim Annulus ein Springen ein, sondern die Antherenwand bleibt in ihrer nach außen konkaven Krümmung. Dies rührt wahrscheinlich daher, daß die dünnen Membranfalten aneinander adhärieren und erst bei Wasserzutritt geglättet werden können. Im letzteren Fall tritt also wieder eine Schließbewegung der Antherenklappe ein.

Es muß zugegeben werden, daß die Mechanik der Antheren auch durch die neueste Erklärung als „Kohäsionsmechanik" noch nicht so durchsichtig ist, wie die des Farnsporangiums. Auch ist diese Erklärung nicht ohne Widerspruch geblieben und z. B. noch 1902 von Schwendener zurückgewiesen worden. Es will uns aber scheinen, als ob die „Kohäsionshypothese" mehr leiste, als irgend einer der

zahlreichen bisherigen Erklärungsversuche, die wir im einzelnen nicht würdigen können (vgl. STEINBRINCK, Ber. bot. Ges., 1898—1903). Durch KAMERLING (1898) und STEINBRINCK (1899 b) ist dann ferner gezeigt worden, daß die Kohäsion und nicht die Quellung auch noch bei manchen anderen Bewegungserscheinungen eine maßgebende Rolle spielt, so im Sporangium und den Elateren der Lebermoose, bei manchen Wassergeweben und bei den Pappushaaren gewisser Compositen. Wir können diese Fälle nicht alle besprechen, und wollen nur noch einen betrachten, weil dieser uns schon früher beschäftigt hat. Wir sahen (S. 41), daß gewisse Bromeliaceen Wasser mit Hilfe von eigenartigen Haaren an ihren Blättern aufnehmen. Die Haare bedecken, in der Flächenansicht gesehen, als vielzellige, schildförmige Gebilde die Blattepidermis. Im Schnitt (Fig. 134 *a*) bemerkt man die zwei protoplasmaerfüllten Stielzellen, denen dann die Zellen der schildförmigen Scheibe aufsitzen (MEZ 1904). Die Lumina sind in Fig. 134 *a* mit Wasser mehr oder weniger gefüllt. Verlieren sie dieses z. B. dadurch, daß es von den Stielzellen aufgenommen und an das unterliegende Wassergewebe abgegeben wird, so sinken infolge der Kohäsion des Füllwassers ihre dünnen Wände soweit zusammen, daß das Lumen völlig verschwindet (Fig. 134 *b*). Bei erneuter Benetzung quellen die Wände, die Lumina öffnen sich dadurch und saugen wie eine Pumpe Wasser ein. Zum Schluß ist darauf hinzuweisen, daß die Kohäsion des Füllwassers vielleicht auch bei den Quellungsvorgängen mitspielen könnte, so daß also zwischen Quellungs- und Kohäsionserscheinungen nicht der prinzipielle Gegensatz vorläge, wie es auf den ersten Blick zu sein scheint. Wir kommen damit auf einen Punkt zurück, den wir oben (S. 484) nur andeuten konnten. Wir sahen, daß nach BÜTSCHLI den quellbaren Körpern ein wabiger Bau zukommt, daß die Waben im gequollenen Zustand des Körpers mit Flüssigkeit erfüllt sind, im trockenen Zustand aber durch Umsinken der Wände kollabieren. Die Kräfte, die zur Deformation der Wabenwände führen, werden wir jetzt unschwer in dem Kohäsionszug der verdunstenden Wabenflüssigkeit erkennen. Wir können also die einzelne Wabe mit der fibrösen Zelle der Antherenwand vergleichen.

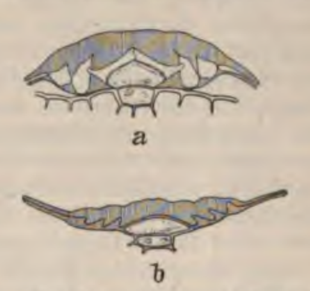


Fig. 134. Haar von Tillandsia usneoides. Nach MEZ (1904). *a* wassergefüllt, *b* trocken.

Die in dieser Vorlesung besprochenen Erscheinungen haben neuerdings eine zusammenfassende Darstellung durch STEINBRINCK erfahren (1906). Auf diese sei um so mehr verwiesen, als STEINBRINCK zu der Feststellung der einschlägigen Tatsachen am meisten beigetragen hat.

Vorlesung 32.

Bewegungen durch Turgor und Wachstum. Schleuderbewegungen.

Bei der Ausführung der Bewegungen, die in Vorl. 31 besprochen wurden, spielt das Vorhandensein oder Fehlen von Protoplasma keine Rolle; diese Bewegungen können deshalb ebensogut an toten wie an lebenden Organen auftreten. Gewöhnlich aber geht mit dem ersten Eintrocknen eines Gewebes auch das Protoplasma zugrunde, und nur bei Pflanzen, die völlige Austrocknung ertragen, können sich hygroskopische Bewegungen während des Lebens mehrfach wiederholen. Das ist der Fall bei vielen Moosen und unter den höheren Pflanzen bei Selaginella lepidophylla, die sich bezüglich ihrer Gestaltsveränderungen ähnlich verhält, wie die oben genannte Anastatica. Von jetzt an betrachten wir Bewegungen, die *nur in der lebenden* Pflanze möglich sind, weil sie nicht durch Quellung oder Schrumpfung der Membran zustande kommen und auch nicht auf dem Zug des verdunstenden Füllwassers beruhen; ihre Ursache liegt vielmehr, wenn wir von den lokomotorischen Bewegungen (Vorl. 41/42) absehen, in Veränderungen der Zellen, an denen Membran und *lebender* Inhalt gleichmäßig beteiligt sind — Veränderungen, die ihre nächsten Ursachen im osmotischen Druck oder im Wachstum der Zelle haben. Osmotischer Druck und Wachstum sind Erscheinungen, die uns nicht mehr fremd sind. Es wird sich aber empfehlen, zu den bisherigen Darlegungen noch einige Ergänzungen zu geben.

Wie der osmotische Druck zustande kommt, das haben wir eingehend besprochen. Auch eine Methode zu seiner Bestimmung haben wir kennen gelernt, die Plasmolyse, eine Methode, die zudem den großen Vorteil hat, daß wir die Stoffe des Zellsaftes, die den Druck hervorbringen, gar nicht zu kennen brauchen. Es handelt sich also hier nur noch um Mitteilungen über die *Größe* des osmotischen Druckes und über seine *Wirkung* auf die Membran. Nehmen wir zunächst einmal an, die Membran sei durch den Druck gar nicht gedehnt, dann gibt uns die Konzentration der eben plasmolysierenden Flüssigkeit auch die Konzentration des Zellsaftes an. Wenn also eine 2-proz. Salpeterlösung die Plasmolyse herbeiführt, so können wir sagen, der Salpeterwert des Zellsaftes beträgt 2 Proz., wobei dann der Zellsaft aus einem Gemisch von beliebigen Substanzen, z. B. Zuckerarten und organischen Säuren bestehen kann. Streng genommen freilich gibt uns die plasmolytische Methode immer zu hohe Werte, denn damit eine sichtbare Abhebung des Protoplasten von der Membran stattfinde, muß eben die plasmolysierende Flüssigkeit einen etwas höheren Salpeterwert haben als der Zellsaft. Hat man den Salpeterwert des Zellsaftes bestimmt, dann kann man die Druckhöhe in der Zelle durch Rechnung finden, denn es ist bekannt, daß eine 1-proz. Salpeterlösung (= 0,1 Molen) einen Druck von 4,67 Atmosphären ausübt. Mit Hilfe der isosmotischen Koeffizienten läßt sich hieraus der Druck jeder beliebigen anderen Lösung berechnet

sich aber gerade die Salpeterlösung sehr gut zur Plasmolyse, und sind mit ihr zahlreiche Untersuchungen angestellt worden.

Die folgende Zusammenstellung über die Höhe des osmotischen Druckes in verschiedenen Pflanzenzellen entnehmen wir RYSSELBERGHE (1899, S. 23):

	Osmot. Druck in Atmosph.	Autor, der die Bestimmung ausgeführt hat:
Peperomia, Hypoderm der Blätter	3—4	WESTERMAIER
Plantago amplex., Blütenstiel	6	DE VRIES
Phycomyces, Hyphen	7—8	LAURENT
Sorbus aucuparia	9	DE VRIES
Foeniculum, Blütenstiel	9—12	AMBRONN
Helianthus, Mark	13	DE VRIES
Phaseolus, Blattgelenk	10—12	HILBURG
Pinus, Cambium	13—16	WIELER
Populus, Cambium	14—15	„
Pinus silvestris, Markstrahlen	13—21	„
Pinus nigra, Markstrahlen	16—21	„

Im allgemeinen kann man wohl sagen, daß in gewöhnlichen Pflanzenzellen ein osmotischer Druck von 5—10 Atmosphären besteht; doch finden sich nicht selten Abweichungen von diesem Mittelwert nach unten und nach oben. Unter 3,5 Atmosphären sinkt aber der Druck in gewöhnlichen Parenchymzellen selbst dann nicht, wenn sie sich im äußersten Hungerzustand befinden (STANGE 1892, S. 391) und auch in den Zellen vergilbter, abfallender Blätter sind stets noch ansehnliche osmotische Drucke nachzuweisen. Ob in der Knolle des Topinamburs wirklich, wie H. FISCHER (1898) und COPELAND (1896) behaupten, ein viel geringerer Turgor herrscht als in anderen Zellen, muß noch genauer untersucht werden. Als Beispiele großer Drucke können neben den am Ende obiger Tabelle verzeichneten Pflanzenorganen namentlich die glukose- bezw. rohrzuckerreichen Reservestoffbehälter der Zwiebel und der Rübe gelten, in denen ein Druck von 15—21 Atmosphären nachgewiesen wurde, und als Maximum können die Knotenzellen der Gramineen genannt werden, in denen PFEFFER (1893, S. 399) einen osmotischen Druck von 40 Atmosphären konstatierte. Auf noch größere Drucke, die nur unter bestimmten Umständen auftreten, kommen wir jetzt zu sprechen.

Daß der osmotische Druck keine ein für alle Male konstante Größe in einer bestimmten Zelle hat, das ist auch schon gelegentlich erwähnt worden. Tatsächlich finden wohl fortwährend Aenderungen bezw. Regulationen desselben statt. Wenn eine Zelle wächst, so muß ja mit der Wasseraufnahme eine Verdünnung des Zellsaftes, also eine Abnahme des osmotischen Druckes eintreten; wenn eine solche im allgemeinen nicht oder nicht dauernd nachzuweisen ist, so liegt das eben daran, daß eine Neubildung osmotischer Substanz stattfindet, die rasch zur Wiederherstellung der alten Druckverhältnisse führt. Noch viel auffallender sind die Regulationen, wenn die Zellen in konzentrierten Substraten kultiviert werden; während höhere Pflanzen nur ein sehr begrenztes Anpassungsvermögen an stärkere Substratkonzentrationen besitzen, verhalten sich die Schimmelpilze in dieser Hinsicht ganz anders. ESCHENHAGEN (1889) zeigte, daß Aspergillus niger, Penicillium glaucum und Botrytis cinerea auf Glukoselösungen von 51—55 Proz., auf Glyzerinlösungen von 37—43 Proz. und auf Kochsalzlösungen von 12—18 Proz. noch zu wachsen vermögen. RACIBORSKI (1905) sah auf völlig konzentrierten Kochsalzlösungen

bei Aspergillus glaucus noch Wachstum eintreten, und eine Torula wuchs sogar noch auf konzentriertem Chlorlithium. Da nun der osmotische Wert des Zellsaftes den der Umgebung übersteigen muß, so müssen in den Zellen dieser Pilze Drucke von 300 Atmosphären und mehr vorkommen können. In manchen Fällen dürften solche Drucke durch Eindringen der Nährlösung in die Zelle verursacht sein; insbesondere Bakterien und Kyanophyceen haben ein sehr permeables Protoplasma. Andererseits erfolgt vielfach auch Bildung osmotisch wirksamer Substanz im Zellinnern. Die chemische Natur der dabei entstehenden Stoffe ist noch ganz unklar (HEINSIUS 1901, PANTANELLI 1904, RACIBORSKI 1905). Ein derartig hoher Innendruck ist natürlich nur dann möglich, wenn auch die Außenflüssigkeit einen starken osmotischen Druck ausübt; bringt man eine Zelle, die bisher etwa in einer hochkonzentrierten Zuckerlösung gelebt hat, in Wasser, so wirkt jetzt der Innendruck mit seiner ganzen Größe einseitig auf die Wand, und diese platzt. Wie wir alsbald zeigen werden, kommt ein solches Zersprengen der Membran durch den osmotischen Druck in einigen Fällen im normalen Entwicklungsgang der Pflanze vor; im allgemeinen aber wird der osmotische Druck so reguliert, daß er nur zu einer Spannung der Zellhaut innerhalb ihrer Elastizitätsgrenze führt.

Fragen wir nun nach der Bedeutung des osmotischen Druckes. In vielen Fällen, z. B. gerade bei Rübe und Zwiebel, wird man ihn als eine Nebenwirkung der Anhäufung großer Mengen von Reservestoffen betrachten und sogar geneigt sein, diese Nebenwirkung für eine unerwünschte zu halten, da die meisten Reservestoffbehälter das Streben haben, die osmotische Wirkung ihres Inhaltes durch Umwandlung in großmolekülige oder unlösliche Verbindungen (z. B. Stärke) aufzuheben. Zweifellos hat aber in anderen Fällen die Pflanze von einem hohen osmotischen Druck Nutzen. Auch wenn wir ganz davon absehen, daß der osmotische Druck im allgemeinen das Wachstum zu unterstützen scheint, müssen wir ihm eine wichtige Rolle zuschreiben, da tatsächlich jugendliche Zellen nur durch ihn eine gewisse unentbehrliche Festigkeit erlangen. Wie das möglich ist, ist leicht einzusehen. Der Druck dehnt die zarten Häute so lange, bis die elastische Gegenwirkung der Haut dem Druck gleichkommt; die gedehnte Haut aber widerstrebt jeder weiteren Deformation energischer als zuvor, sie ist also fester. Die Zunahme der Festigkeit mit der Dehnung wird gut illustriert durch das Verhalten eines dünnwandigen Kautschukballons, der im aufgeblasenen Zustand sehr formbeständig, ohne Spannung seiner Wand aber sehr wenig fest ist. Die Verwendung dieser osmotischen Festigkeit ist nun aber im Pflanzenreich eine beschränkte; wir finden sie bei niederen Organismen, die im Wasser leben oder nur in feuchter Luft ihr Fortkommen finden, bei den höheren Pflanzen aber ausschließlich in den jungen, noch wachstumsfähigen Teilen; später übernimmt die sich verdickende Wand die Festigung in der Pflanze. Im allgemeinen sind demnach die spezifisch mechanischen Elemente der Pflanze durch derbe Membranen ausgezeichnet; daß aber gelegentlich auch bei ihnen dünne Wände in Verbindung mit hohem osmotischen Druck vorkommen, hat CORRENS (1891) an den Haaren von Aristolochia gezeigt, deren dünnwandige Gelenkzelle nur durch den erheblichen Turgordruck (22 Atmosphären) eine bedeutende Festigkeit erhält. Die Verwendung gespannter dünner

Häute an Stelle von derbwandigen, spannungslosen erklärt sich für die wachsenden Teile der Pflanze dadurch, daß eben derbe Zellhäute meist wachstumsunfähig sind. Freilich hat die Verwendung des osmotischen Druckes zur Festigung für die jungen Teile auch ihre Gefahren; an jedem warmen Sommertag sieht man diese welk, d. h. dann ist ihre Festigkeit durch zu großen Wasserverlust vernichtet.

Von Interesse ist jetzt für uns, zu sehen, wie stark die Zellwände in der Pflanze osmotisch gedehnt sein können. Man stellt das fest, indem man die Verkürzung mißt, die bei der Aufhebung des Turgors eintritt. Den Turgor aber hebt man durch Anwelken, durch Töten in heißem Wasser oder endlich durch Plasmolysieren auf. Es zeigt sich dann, daß alle wachsenden Zellwände in der Pflanze stark gedehnt sind; in der Regel treten mit Aufhebung des Turgors Verkürzungen von 3—20 Proz. auf, im Durchschnitt etwa 10 Proz. (DE VRIES 1877, SCHWENDENER und KRABBE 1898). Dehnt man die Wand der plasmolysierten Zelle durch angehängte Gewichte, bis sie die gleiche Länge hat wie im turgeszenten Zustand, so kann man offenbar den osmotischen Druck in der Pflanzenzelle, unabhängig von den im physikalischen Apparat gewonnenen Werten der osmotischen Leistung des Rohrzuckers und unabhängig von der plasmolytischen Methode, bestimmen.

Bei erwachsenen Zellen ist die Dehnbarkeit der Zellhaut in der Regel eine so geringe, daß eine nennenswerte Kontraktion bei der Plasmolyse nicht zustande kommt. An Ausnahmen fehlt es freilich nicht; es gibt ausgewachsene Zellen, die sich sogar durch hochgradig dehnbare Wände auszeichnen. Wir werden solche z. B. in den Blattgelenken kennen lernen und erfahren, welche wichtige Rolle sie bei den Bewegungen vieler Blätter spielen. An dieser Stelle sei nur erwähnt, daß solche Zellen auch bei gewissen Staubgefäßen, so namentlich denen der Cynareen vorkommen; ja diese Zellen sind sogar wohl die dehnbarsten im ganzen Pflanzenreich, denn PFEFFER (vgl. 1892, S. 234) fand, daß sie sich bei der Plasmolyse auf die Hälfte ihrer bisherigen Länge kontrahieren. Auch die schon einmal genannten Gelenkzellen der Aristolochiahaare (CORRENS 1891, S. 166) sind sehr stark dehnbar; sie nehmen durch den osmotischen Druck um ca. 30 Proz. an Länge zu und können mechanisch um weitere 30 Proz. gedehnt werden, ohne daß eine bleibende Deformation eintritt.

Die Bestimmung des osmotischen Druckes — das mag an dieser Stelle gesagt sein — ist bei Zellen, die so stark gedehnt sind wie die der Cynareen, mit Hilfe der Plasmolyse nicht ohne weiteres auszuführen. Die Plasmolyse gibt uns hier ja den osmotischen Druck in der Zelle an, die halb so lang ist als die turgeszente war, in der demnach prozentisch die doppelte Menge von osmotischer Substanz enthalten ist. Den so gefundenen Wert für den osmotischen Druck müssen wir also in diesem Fall gerade auf die Hälfte setzen. Es leuchtet ein, daß auch bei geringeren Verkürzungen der Zelle von 10—20 Proz. schon nennenswerte Korrektionen an den plasmolytisch ermittelten osmotischen Drucken nötig sind, die nur durch eine genaue Bestimmung der Volumabnahme ermöglicht werden.

Aus der geschilderten Wirkung des osmotischen Druckes auf die Zellhaut ergibt sich ohne weiteres die Möglichkeit von Bewegungen, die durch diesen Druck zustande kommen. Betrachten wir zunächst die

einzelne Zelle, so kann an ihr eine einfache Verlängerung, also eine geradlinige Bewegung eintreten, wenn entweder der osmotische Druck, oder wenn die Dehnbarkeit der Membran zunimmt. Entsprechendes gilt bei Abnahme des osmotischen Druckes bezw. der Dehnbarkeit der Haut; die Zelle verkürzt sich geradlinig. Ist aber die Zellmembran nicht ringsum gleich beschaffen, so wird eine Aenderung im osmotischen Druck stets zu einer Gestaltsveränderung führen. Das bekannteste derartige Vorkommnis liefern uns die Bewegungen der Spaltöffnungen, die schon früher besprochen werden mußten. Ein Blick auf Fig. 9 (S. 49) wird uns ins Gedächtnis zurückrufen, daß in den Schließzellen der Spaltöffnung die Konvexseite eine dünnere und darum dehnbarere Membran besitzt, als die Konkavseite. Bei Zunahme des osmotischen Druckes verstärkt sich also die schon bestehende Krümmung in der Zelle. Man kann sich leicht vorstellen, daß durch passende Anbringung resistenter Membranteile eine zylindrische Zelle mit Zunahme ihres Innendruckes nicht nur eine einfache Krümmung, sondern auch Torsionen und Windungen bilden könnte, wie sie in Fig. 127 S. 481 dargestellt sind; die in der Natur vorkommenden gedrehten und gewundenen Zellen verdanken ihre Gestalt aber wohl kaum je dem osmotischen Druck, sondern stets Wachstumsvorgängen.

Viel häufiger als an Einzelzellen kommen durch Turgeszenzänderung bedingte Bewegungen bei vielzelligen Geweben vor. Indem hier die einzelnen Zellen ungleich osmotisch gedehnt werden, kommt es zu den so verbreiteten Gewebespannungen, von denen schon in Vorlesung 23 (S. 347) die Rede war. In den früher erwähnten Fällen handelte es sich um Stengel oder ähnliche Gebilde, deren zentrale Teile ein stärkeres Verlängerungsbestreben hatten, als die peripheren; die Folge war eine Dehnung der peripheren Teile, eine Kompression des Zentrums, und die Gesamtlänge des Organs ergab sich aus der Resultante zwischen diesen entgegengesetzten Bestrebungen der Teile.

Solange nun die antagonistisch wirksamen Teile in der Weise verteilt sind wie im normal wachsenden Stengel, kann mit jedem Wechsel der Turgordehnung wohl eine Aenderung der Länge des ganzen Organs zustande kommen, aber niemals eine Krümmung, Drehung etc. Die Bedeutung solcher Spannungen, die sehr weit verbreitet sind, dürfte eine rein mechanische sein; denn so gut wie die Turgorspannung die Einzelzelle festigt, so wird ein Stengel auch durch die Gewebespannung gefestigt.

Im typischen Stengel etc. sind also die nach Isolierung sich verkürzenden Gewebe allseits gleichmäßig um den komprimierten Zentralteil angeordnet. Sowie diese gleichmäßige Verteilung aufhört, treten Krümmungen ein. In der Natur kommen diese außerordentlich häufig vor, wenn die eine Längshälfte des betreffenden Organs an Turgorkraft gewinnt oder verliert. Im Experiment kann man eine solche Krümmung durch Gewebespannung ungemein leicht erzielen, wenn man einen wachsenden Stengelteil (etwa einen Blütenstiel von Taraxacum, vgl. S. 348, Fig. 92) der Länge nach spaltet: die inneren Teile können ihrem Ausdehnungsbestreben folgen und werden konvex; die äußeren verkürzen sich und werden konkav.

Bewegungen, die durch den Turgor vermittelt werden, können offenbar rückgängig gemacht werden, wenn ihre Ursache rück-

ngig gemacht wird; die Dehnungen der Zellmembranen sind ja astische. Solche Bewegungen nennt man Variationsbewengen und stellt sie in Gegensatz zu den Wachstums- oder ıtationsbewegungen. Diese pflegen zwar auch mit osmotischer hnung zu beginnen und sind deshalb in den ersten Stadien durch ısmolyse rückgängig zu machen; nach kurzer Zeit ist aber die notisch gedehnte Membran gewachsen, also dauernd verlängert, d damit ist die betreffende Bewegung fixiert. Die Bewegung durch ıchstum kann wie die durch Turgor eine geradlinige Verlängerung, ıe Krümmung, Torsion etc. sein. Hierauf näher einzugehen, hat inen Zweck, da die Analogie mit den Variationsbewegungen eine vollmmene ist. (Ueber das Wachstum selbst vgl. man Vorl. 20.) Dagegen rften noch einige Bemerkungen allgemeiner Natur hier am Platze sein.

Bei allen Bewegungen, ob diese nun durch Wachstum oder Turgor rmittelt werden, bedarf es eines gewissen Aufwandes an Energie r Ueberwindung äußerer und innerer Widerstände. Während die neren Widerstände wenig bekannt sind, verdanken wir PFEFFER 393) eine eingehende Experimentaluntersuchung über die äußeren. e können außerordentlich gering sein, wenn die Pflanze geradlinig Wasser oder Luft wächst, sie nehmen aber hohe Werte an, z. B. enn die Wurzel in den Boden eindringt und Erde oder gar Felsen ıseinandertreibt. Auch bei Krümmungen muß oft bedeutende Arbeit eleistet werden; diese wird um so größer, je mehr die Krümmungsme basal liegt, je größer also die Last des passiv aufzurichtenden flanzenendes ist.

Daß die Energie zu solchen Leistungen bei Variationsbewegungen ur durch den osmotischen Druck geliefert wird, leuchtet ein. Da aber eim Flächenwachstum der Zellhaut, wie früher besprochen wurde, urch Ausscheidungsenergie ungleich größere Kräfte entwickelt werden, ls durch den osmotischen Druck, so könnte man denken, diese Ausscheidungsenergie spiele auch bei den Außenleistungen wachsender Pflanzen eine bedeutende Rolle. Nach den Untersuchungen PFEFFERS kommen jedoch diese Außenleistungen ausschließlich durch den Turgordruck zustande, die Pflanze vermag aber den vollen Turgordruck auf die Ueberwindung von Widerständen zu verwenden.

Ohne auf Details einzugehen, erwähnen wir nur, daß PFEFFER durch Eingipsen der Pflanzenteile für eine gute, überall anliegende Widerlage sorgte, und daß er dann durch geeignete Apparate den Druck bestimmen konnte, der den von der Pflanze zur Entfernung der Widerlage aufgewendeten Druck äquilibrierte. Die so gemessenen Außendrucke der Pflanze erreichen oft Werte bis zu 12 Atmosphären.

Solange die Zelle von außen her keinen Widerstand in ihrem Ausdehnungsbestreben findet, verwendet sie den ganzen osmotischen Druck zur Dehnung der Membran. Nach dem Eingipsen wird aber die gedehnte Wand durch Wachstum entspannt, und in dem Maße als die Entspannung der Membran fortschreitet, wird der osmotische Druck auf die Widerlage übertragen. Nach völliger Entspannung kann also endlich der gesamte Innendruck zur Leistung äußerer Arbeit verwendet werden, und in manchen Fällen schreitet mit der Zunahme des Widerstandes nicht nur die Entspannung der Zellwand bis zum Endziel vor, sondern es kommt sogar zu einer Steigerung des osmotischen Druckes über sein Normalmaß.

Als eine erste Gruppe von Bewegungserscheinungen betrachten wir die Schleuderbewegungen, die an reifenden Früchten, an Sporen etc. stattfinden. Diese Bewegungen sind habituell dadurch ausgezeichnet, daß sie sehr plötzlich eintreten. Und die Schnelligkeit wird in der Weise ermöglicht, daß zunächst nur Spannungen zwischen Geweben, Zellen oder Zellteilen ausgebildet werden, die sich dann in einem Augenblick ausgleichen. Dieselbe Erscheinung haben wir schon bei den hygroskopischen Bewegungen kennen gelernt, wo neben den langsamen, mit jeder Wasserzufuhr oder Wasserabnahme sich wiederholenden Schwingungen auch ruckweise Bewegungen auftreten. Gerade die erste Oeffnung der trockenen Kapseln pflegt durch Ausgleich von Spannungen plötzlich zu erfolgen, und nicht selten werden dabei Teile der Fruchtwand oder die Samen weggeschleudert. Die jetzt zu besprechenden Schleuderbewegungen sind in biologischer Hinsicht diesen Bewegungen trockener Früchte direkt an die Seite zu stellen. Sie stehen ihnen aber auch in Beziehung auf die Mechanik ihrer Ausführung nahe; der Unterschied liegt nur darin, daß die Spannungen bei den früher besprochenen Erscheinungen durch Quellung der Membran oder Kohäsion des Füllwassers bedingt sind, während sie bei den jetzt zu besprechenden auf osmotischem Druck beruhen.



Fig. 135. Ascobolus furfuraceus. *I* Junger Ascus. *II* Reifer Ascus. *III* Entleerter Ascus. Vergr. 150. Nach DE BARY, Morphol. d. Pilze, Leipzig 1884.

Wir beginnen mit Fällen, in denen die Spannung in einer einzelnen Zelle auftritt, zunächst mit den Sporenschläuchen (Asci) der Ascomyceten (vgl. DE BARY 1884), als deren ersten Vertreter wir einen Ascobolus betrachten. Die Asci (Fig. 135 *I*), sind langgestreckte Zellen, die in ihrem Innern acht junge Zellen, die Sporen, erzeugt haben, daneben aber noch die normalen Zellbestandteile besitzen: ein wandständiges Protoplasma von oft sehr geringer Mächtigkeit und einen osmotisch wirksamen Zellsaft. Die Asci sind zu vielen Tausenden in einer Fläche (dem Hymenium) vereinigt und mit sterilen, schmalen Zellen (Paraphysen) untermischt. Bei der Reife des Ascus tritt nun offenbar eine bedeutende Zunahme seines osmotischen Druckes und dadurch eine Größenzunahme ein (Fig. 135 *II*), die in Längs- und Querrichtung leicht zu dem Doppelten der ursprünglichen Dimensionen führen kann. Wird der Ascus angeschnitten oder plasmolysiert, so zieht er sich auf seine anfängliche Größe zurück, und damit ist bewiesen, daß die Vergrößerung nicht auf Wachstum beruht. Im Verlaufe der natürlichen Entwicklung aber kommt schließlich ein Moment, in dem eine zirkumskripte Wandpartie an der Ascusspitze dem Druck des Inhaltes nicht mehr widerstehen kann und platzt (Fig. 135 *III*). Durch das entstandene Loch wird unter dem Druck der elastisch sich kontrahierenden Membran der ganze Zellinhalt in die Luft geschleudert, bei Ascobolus oft 7 und mehr Zentimeter, bei Sordaria fimiseda sogar 15 cm hoch: die Wand selbst schnurrt dabei auf ihre frühere Größe zurück. Bei Ascobolus pflegen eine große Anzahl von Ascis zu gleicher Tageszeit, nämlich zwischen 1 und 3 Uhr nachmittags, zu platzen, nachdem schon am Abend zuvor die Streckung und mit ihr ein Heraustreten aus der Hymenialfläche begonnen hat. Die Ejakulation erfolgt

um diese Zeit auf ganz geringe Erschütterungen hin, die vermutlich in der Weise wirksam sind, daß sie eine kleine Biegung des Ascus herbeiführen und damit die Spannung der Membran über die Leistungsfähigkeit der Spitzenpartie steigern. Es kann kaum bezweifelt werden, daß auch ohne solche Erschütterungen endlich die Schleuderbewegung erfolgen würde. Die bestimmte Periodizität in den Ausschleuderungen von Sporen, die sich in einem Hymenium tagelang wiederholen, hängt offenbar mit dem Licht zusammen, worauf wir hier nicht eingehen können. Auch weitere Details in der Art des Oeffnens der Asci können wir nicht besprechen; nicht überall erfolgt die Oeffnung wie bei Ascobolus mit einem Deckel.

Ein gewisses Interesse aber beanspruchen noch diejenigen Asci, bei denen die Sporen einzeln, eine nach der anderen, ausgeschleudert werden. So verhalten sich manche Pyrenomyceten, z. B. Sphaeria Scirpi (Pringsheim 1858). Vor Beginn der Sporenausschleuderung tritt hier schon eine plötzliche Streckung des Ascus auf die dreifache Länge ein; sie kommt dadurch zustande, daß eine äußere Lamelle der Ascuswand durchrissen wird und zusammenschrumpft, während die innere Lamelle sich dehnt (Fig. 136); es bestand also eine Spannung zwischen zwei zuvor nicht unterscheidbaren Wandschichten. Bei der starken Dehnung des Ascus rücken die Sporen, die hier mehrzellig sind, nach der Spitze vor, und bald wird die oberste durch eine Oeffnung ausgeschleudert. Bei der dabei stattfindenden Kontraktion verkürzt sich der Ascus nur wenig, denn die nächste Spore verschließt alsbald die Oeffnung wieder und macht einen weiteren Austritt des Zellinhaltes unmöglich. Nunmehr erfolgt erneute Zunahme des Druckes im Innern des Ascus, bis auch die zweite Spore aus der engen Oeffnung ausgetreten ist etc. Erst nach völliger Entleerung verkürzt sich der Ascus sehr beträchtlich, zugleich aber zeigt sich seine Membran auffallend gequollen, und deshalb ist es sehr wahrscheinlich, daß hier das Ausschleudern nicht durch den osmotischen Druck oder wenigstens nicht durch ihn allein bewirkt wird, sondern daß die Quellung der Zellmembran bei diesem Prozeß mitbeteiligt ist. Auch bei vielen anderen niederen Organismen werden die Sporen durch Aufquellen bestimmter Wandteile aus ihren Mutterzellen ausgepreßt.



Fig. 136. Sphaeria Scirpi. *I* Gestreckter Ascus; die äußere Haut durchrissen. *II* Die letzte Spore noch unausgeschleudert. *III* Leerer Ascus. Nach Pfeffer, Pflanzenphys., I. Aufl.

Eine Reihe von weiteren Beispielen soll zur Illustration von Schleuderbewegungen dienen, bei denen nicht eine einzelne Zelle, sondern viele Zellen, die zur Erzielung der Bewegung nötigen Spannungen herstellen. Die Einrichtung, die wir z. B. bei der Spritzgurke (Ecballium Elaterium) antreffen (HILDEBRAND 1873), erinnert freilich noch vollkommen an den Schleudermechanismus von Ascobolus. Die länglich eiförmige Frucht (Fig. 138) wendet durch eine Drehung ihres Stieles die Basis nach oben. Sie besteht aus einer Wand, die aus vielen Zellschichten zusammengesetzt ist, und aus einem schleimigen Inhalt, der die Samen umschließt. Wenn die Frucht reif ist, was sich äußerlich an ihrer beginnenden Gelbfärbung erkennen läßt, lockert sich das an den Fruchtstiel anschließende Stück der Fruchtwand und wird dann auf eine leise Berührung der Frucht hin, schließlich wohl auch ohne weiteres Zutun, wie der Kork aus einer Champagnerflasche ausgeschleudert. Gleichzeitig entleert sich der schleimige Inhalt der Frucht mit den Samen, und diese werden mit großer Gewalt auf weite Entfernungen fortgeschleudert. Daß sich die Fruchtwand bei diesem Prozeß kontrahiert, kann man direkt sehen; Messungen bestätigen es außerdem. So wurde in einer noch nicht ganz reifen Frucht eine Kontraktion in der Längsrichtung von 100 auf 86, in der Quere von 100 auf 84 konstatiert; wahrscheinlich würde an ganz reifen Exemplaren die Verkürzung noch ausgiebiger ausfallen, doch lassen sich an solchen, weil sie leicht explodieren, nicht gut Messungen ausführen. Es muß also zuvor eine Spannung der Fruchtwand bestanden haben. Ob diese aber, wie die Spannung der Zellwand von Ascobolus, durch den osmotischen oder etwa durch einen Quellungsdruck des Inhaltes hergestellt wird, darüber geben die bisherigen Untersuchungen keinen genügenden Anhalt. Ausgeschlossen scheint uns dagegen zu sein, daß der Druck von der Fruchtwand selbst in der Art bewirkt wird, wie es HILDEBRAND annimmt. Nach HILDEBRAND sollen nämlich die äußeren Partien der Wand, die aus großen, saftreichen, dünnen Zellen bestehen, das Bestreben haben, sich mehr auszudehnen als die inneren Schichten, sie sollen dann „derartig auf das Innere der Frucht drücken", daß die Explosion erfolgt. Tatsächlich aber verkürzen sich bei der Kontraktion der Fruchtwand, wie schon DUTROCHET (1837) beobachtete, auch die Außenschichten.

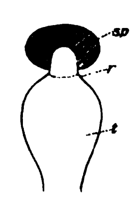
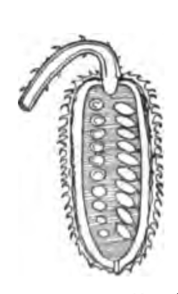


Fig. 137. Pilobolus. Schematischer Längsschnitt. *t* Oberes Ende der Trägerzelle, *r* Rißstelle, *Sp* Sporangium. Nach DE BARY (1884).


Fig. 138. Frucht von Ecballium Elaterium. Im Längsschnitt.

In der Mehrzahl der Fälle freilich kommt die Spannung in der Tat so zustande, wie HILDEBRAND es bei Ecballium vermutet hat, also durch das verschiedene Ausdehnungsbestreben differenter Zellagen, kurz gesagt durch Gewebespannung. Als erstes Beispiel betrachten wir Impatiens (EICHHOLZ 1885). Der Fruchtknoten ist fünffächerig, die Samen sitzen an der zentralen Placenta. Zur Reifezeit lösen sich die fünf dünnen Scheidewände sowohl von der Placenta wie von der äußeren Fruchtwand los, und letztere trennt sich in fünf Klappen, deren jede vom Ansatz einer Scheidewand bi[illegible] sten

reicht. An der völlig ausgereiften Frucht genügt nun eine leise Berührung, um eine Isolierung der fünf Klappen herbeizuführen, und jede derselben rollt sich, am unteren Ende beginnend, plötzlich uhrfederartig ein, stößt dabei an die Samen, und schleudert diese weg. Versucht man die aufgerollte Klappe wieder gerade zu biegen, so bricht sie quer durch, plasmolysiert man sie aber, so hat jeder Widerstand gegen das Zurückbringen in die alte Lage aufgehört. Damit ist schon erwiesen, daß es sich um eine osmotische Erscheinung handelt, und nähere Untersuchnng ergibt denn auch, daß eine unter der äußeren Epidermis gelegene Parenchymreihe als Schwellschicht funktioniert, der die inneren Zellmassen als Widerlage dienen. In der intakten Frucht ist demnach die Schwellschicht stark positiv gespannt, sie strebt sich zu verlängern, und sie kann eine Verlängerung nach Isolierung der Klappen leicht ausführen, weil ihre Zellen sehr dehnbare Membranen und einen hohen osmotischen Druck (7,5 Atmosphären) haben. Ob die inneren Schichten der Wand den gleichen Druck, aber weniger dehnbare Membranen besitzen, oder ob auch ihr Turgordruck ein geringerer ist, scheint nicht untersucht zu sein; eine Differenz in der Dehnbarkeit der Membranen genügt ja tatsächlich zur Erzielung des Resultates.

In ihrem Habitus ganz verschieden, im Mechanismus aber mit Impatiens übereinstimmend, verhält sich Cyclanthera pedata (HILDEBRAND 1873). Der Fruchtknoten dieser Pflanze besteht aus drei Carpellen, aber er bildet nur an e i n e r Verwachsungsnaht derselben eine Placenta aus, die zwei Reihen schief gestellter Samen trägt. Die Stelle, wo die Placenta innen ansitzt, kann man schon äußerlich an der ganz asymmetrischen Frucht (Fig. 139 *I*) erkennen, denn auf dieser Seite ist sie weniger ausgebaucht und nicht mit den großen Stacheln versehen, die sich auf der Gegenseite finden.

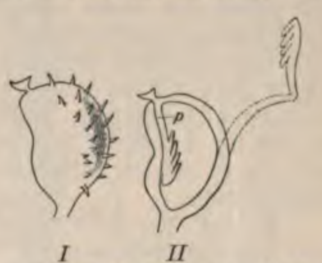


Fig. 139. Frucht von Cyclanthera pedata. *I* Gesamtansicht. *II* Längsschnitt mit Andeutung der Oeffnungsweise. *p* Placenta. Nach HILDEBRAND (1873).

Bei der Reife bricht nun die Fruchtwand, am Gipfel sich spaltend, in zwei Längshälften auseinander, die sich beide nach außen konkav umbiegen, weil in ihnen eine entsprechende — nur umgekehrte — Gewebespannung besteht, wie bei Impatiens. Eigentümliche Vorrichtungen im Innern der Frucht bewirken dann das Ausschleudern der Samen. Die Placenta löst sich von der einen Fruchthälfte, der sie anfangs in ihrer Längsausdehnung angewachsen war, los, bleibt aber in fester Verbindung mit der Spitze der anderen, bauchig gewölbten Fruchthälfte und wird deshalb, wenn diese sich plötzlich zurückkrümmt, in einem großen Bogen rückwärts bewegt (Fig. 139 *II*); dabei lösen sich die Samen von ihr ab und fliegen mit großer Vehemenz durch die Luft.

Aehnliche Spannungen, die zu Bewegungen führen, finden sich nicht nur an Früchten, sondern auch anderwärts in der Pflanze, sie sind vor allem in den Blüten recht verbreitet. Es sei hier nur daran erinnert, wie die Staubgefäße mancher Leguminosen (z. B. Spartium) im Schiffchen gespannt sind, beim Besuch der Blüte durch Insekten losschnellen und ihren Pollen ausschleudern. Näher scheinen diese

Erscheinungen von physiologischen Gesichtspunkten aus nicht untersucht zu sein, und so wollen wir auch nicht auf sie eingehen. Dagegen sind die Schleuderbewegungen an den Staubgefäßen der Urticaceen genauer studiert, und sie sollen noch kurz besprochen werden. Die Staubgefäße sind in der geöffneten Blüte nach innen eingekrümmt, so daß die Anthere die Basis des Filaments berührt. Die Konkavseite des Filamentes ist nun in Kompressionsspannung und sucht sich auszudehnen; dies gelingt zunächst nicht, weil Hemmungen vorhanden sind. Auf den ersten Bick sollte man denken, der Kelch einerseits, der Fruchtknoten andererseits, zwischen denen die Anthere eingeklemmt ist, bewirke die Hemmung. Allein, wie ASKENASY (1879) zeigte, kann man ein Staubgefäß aus der Blüte herausnehmen, ohne daß die Geradstreckung des Filamentes erfolgt. Es ist nämlich die Anthere mit der Basis des Staubfadens verklebt, und erst wenn dieser Widerstand überwunden ist, dehnt sich die Konkavseite aus, und gewöhnlich öffnet sich bei dem plötzlichen Ruck auch die Anthere und stäubt ihren Pollen aus. Eine Berührung, eine Erwärmung können die Schleuderbewegung fördern, aber sie erfolgt schließlich auch ohne solche Einwirkungen, wenn der Druck groß genug geworden ist. Werden die Filamente plasmolysiert, so hört die Spannung auf; diese beruht also ausschließlich auf dem osmotischen Druck. Die plasmolysierten Fäden setzen aber dem Versuch, sie geradezustrecken, einen gewissen Widerstand entgegen, wohl weil ihre Konvexseite stärker gewachsen ist als die konkave; letztere muß also beim Losschnellen auch den aus der größeren Länge der Konvexseite entspringenden Widerstand überwinden.

Es ist des öfteren bei der Einzelbesprechung dieser Beispiele von Schleuderbewegungen darauf aufmerksam gemacht worden, daß die Ausgleichung der Spannung auch hier gewöhnlich auf eine kleine Berührung, Erschütterung etc. erfolgt, daß sie aber aller Wahrscheinlichkeit nach schließlich, d. h. wenn die Spannung eine gewisse Größe erreicht, auch ohne solche Anstöße eintritt. Zu beweisen ist das freilich schwer, denn offenbar genügen, je mehr das Organ sich der Reife nähert, immer kleinere Anstöße, schließlich auch solche, die bei jeder Beobachtung unvermeidlich sind. Die Bedeutung dieser Anstöße bleibt jetzt noch zu diskutieren.

Wir haben ja schon oft von „Anstößen" gesprochen, und wir haben gesehen, daß durch sie außerordentlich häufig im Organismus aufgespeicherte Energie in Tätigkeit gesetzt wird; wir sagten dann, der Anstoß wirkt auslösend, oder er wirkt als Reiz. Bei Besprechung der pflanzlichen Gestaltung haben wir speziell auch eine derartige auslösende Wirkung einer Berührung, eines Kontaktes, gesehen, und wir werden in Vorlesung 37 eine Menge von Bewegungserscheinungen kennen lernen, die durch Berührung ausgelöst werden. Es frägt sich nun, haben wir die besprochenen Schleuderbewegungen etwa diesen später zu behandelnden Reizbewegungen anzuschließen, oder sind sie zu einer anderen Kategorie von pflanzlichen Bewegungen zu zählen, zu den „autonomen" Bewegungen?

Von autonomen Bewegungen spricht man dann, wenn ein von außen kommender Anstoß (Reiz) nicht nachzuweisen ist, wenn also innere Zustände die Bewegung bedingen (Vorl. 40). Nun ist nach dem oben Gesagten klar, daß die Schleuderbewegungen bei Sporen und saftigen Früchten autonom erfolgen können. Erfolgen sie

auf eine Berührung hin, so wird deren nächster Erfolg wahrscheinlich nur in einer lokalen Vermehrung der Spannung bestehen, wie sie sonst bei der Weiterentwicklung des Organes von selbst eintreten würde. Insofern als die Berührung nicht die Kraft für die Schleuderbewegung liefert, haben wir es zweifellos mit einer auslösenden Wirkung, also mit einem Reiz zu tun. Dieser Reiz unterscheidet sich aber doch wesentlich von den sonst in der Pflanze üblichen, so daß man zweifelhaft sein kann, ob die Schleuderbewegungen den Reizbewegungen zuzuzählen sind, oder nicht. Es gibt aber auch Schleuderbewegungen, die typische Reizbewegungen sind, und um den Gegensatz zwischen diesen und den besprochenen in ein helleres Licht zu setzen, wollen wir eine solche jetzt betrachten; wir können das um so mehr, als sich doch für dieselbe kein näherer Anschluß an eine der später zu behandelnden Bewegungen ergibt.

Die in Rede stehende Schleuderbewegung findet sich in der Blüte der Orchidee Catasetum, deren Bau durch Fig. 140 erläutert wird (DARWIN 1877). In *I* ist die ganze Blüte nach Entfernung von fünf Perigonblättern dargestellt; man sieht das einzige erhalten gebliebene Perigonblatt, das große Labellum *l*. Im Zentrum erhebt sich die Säule, an der in der Seitenansicht hauptsächlich zwei große hornartige Anhängsel, die sog. Antennen (*an*) auffallen. Betrachtet man die Säule von vorn (Fig. 140 *II*), so sieht man diese Antennen unter der Basis der mächtigen endständigen Anthere (*a*) ansitzen; wie bei allen Orchideen, sind auch hier die Pollenkörner miteinander vereinigt, und die beiden so entstandenen „Pollinien" sind durch einen Stiel (Stipes, *st*) mit einer Klebscheibe *k* verbunden (Fig. *III*). Die gegenseitige Lage dieser drei Organe ergibt sich aus Fig. *IV*, einem Längsschnitt durch das Säulchen. Man erkennt da, wie die Anthere, an langem Filament (*f*) ansitzend, nach unten umgebogen ist, und man bemerkt, daß der Stipes, der Klebscheibe und Pollinium verbindet, in scharfer Krümmung um einen kleinen Gewebehöcker, das sog. Rostellum, gelegt ist; genauer gesagt, ist der Stipes aus den äußersten Zellagen dieses Rostellum entstanden und hat sich von den tieferen Partien abgelöst.

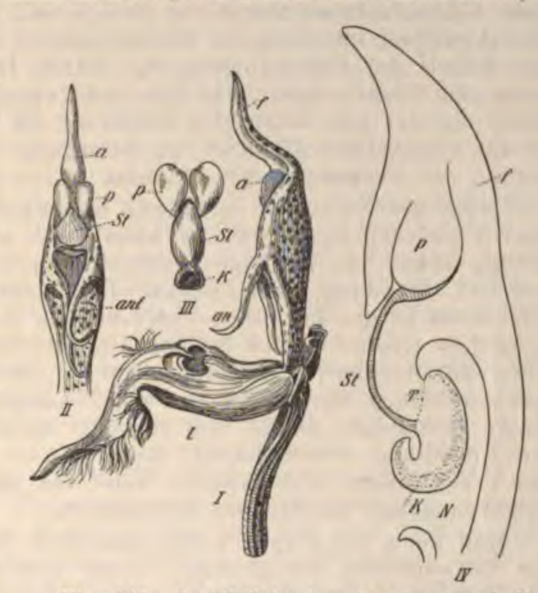


Fig. 140. *I—III* Catasetum saccatum nach DARWIN. *I* Blüte nach Entfernung von 5 Perigonblättern. *II* Säulchen von vorn. *III* Pollinium und Klebscheibe. *IV* Längsschnitt durch ein Catasetumsäulchen nach der Natur. *a* Anthere, *ant* Antenne, *f* Filament, *K* Klebscheibe, *St* Stiel, *p* Pollinium, *T* Trennungszone der Klebscheibe vom Rostellum, *N* Narbenhöhle, *l* Labellum.

Ebenso ist die Klebscheibe ein Teil des Rostellums. Ihre nach hinten gewandte Seite ist allein klebrig.

Wird nun eine solche Blüte bei geeigneten Außenbedingungen, zu welchen vor allem eine gewisse Temperatur zu rechnen ist, an einer Antenne leise mit einem Pinsel oder einem Stückchen Holz gerieben, so löst sich Stipes und Klebscheibe vom Rostellum ab; der Stipes streckt sich in seiner Längsrichtung gerade und wirft die Klebscheibe mit Macht nach vorne; diese Bewegung ist so heftig, daß das ganze Pollinium aus der Blüte ausgeschleudert wird und mit der Klebscheibe voran durch die Luft fliegt. Trifft es dabei auf ein Hindernis, so wird es mit der jetzt nach außen gekehrten klebrigen Schicht der Klebscheibe befestigt. — Die biologische Bedeutung dieser Schleuderbewegung ist im großen und ganzen klar; es ist eine der zahlreichen interessanten Einrichtungen, die man bei Orchideen zum Zweck der Pollenübertragung durch Insekten vorfindet. Auf biologische Details haben wir hier nicht einzugehen; uns interessiert einmal die Art und Weise der Spannung im Stipes, welche ja offenbar die mechanische Ursache der Bewegung ist, andrerseits die Bedeutung der Berührung der Antenne.

Ueber die Natur der Spannung im Stipes liegen nun freilich gar keine Untersuchungen vor, es kann also absolut nicht angegeben werden, woher das Verlängerungsbestreben der Innenseite rührt; es kann auf Quellung, osmotischem Druck oder Wachstum beruhen. Aufgefallen ist uns bei einer Untersuchung des Stipes nur die höchst eigenartige Gestalt seiner Zellen, die für den physiologischen Anatomen ein dankbares Studium abgeben dürfte. Uebrigens ist die Geradestreckung des Stipes in seiner Längsrichtung gar nicht die einzige Bewegung, die an ihm vorgeht; es findet gleichzeitig damit eine Einrollung seiner Ränder nach innen statt, so daß also am Rand des Stipes die äußeren Teile ein stärkeres Verlängerungsbestreben haben müssen, als die inneren.

Man kann den Stipes nicht nur durch Berührung der Antennen zum Losschnellen veranlassen; dieses erfolgt vielmehr auch nach kräftigem Druck auf den Stipes selbst. Einen solchen Druck können wir den Erschütterungen und Biegungen bei den vorher besprochenen Schleuderbewegungen vergleichen; er führt offenbar zu einer vermehrten Spannung und so zur Ueberwindung des Widerstandes, zur Explosion. Ganz anders das Streichen der Antenne. Hier handelt es sich um einen wirklichen Reiz, und dieser Reiz wird an einer Stelle aufgenommen, die weit von dem Orte der Wirkung entfernt liegt. Es ist vollkommen ausgeschlossen[1]), daß durch das Berühren der Antennenspitze mit einem Pinsel eine mechanische Deformation des Stipes und so eine Vermehrung seiner Spannung erzielt wird. Welches aber die Vorgänge in ihm sind, wie sie sich fortpflanzen und wie sie schließlich zur Ausschleuderung führen, das ist noch vollkommen unbekannt.

Wir werden uns von jetzt an ganz vorzugsweise mit solchen Bewegungen zu beschäftigen haben, die auf einen äußeren Reiz hin an der lebenden Pflanze auftreten. Dieser Reiz kann durch Licht,

1) Anders lautende Angaben von HART (vgl. Bot. Gaz. 22, 505) sind nach meinen Erfahrungen an mehreren Catasetumarten des Straßburger Gartens gänzlich irrig.

Wärme, Elektrizität, Schwerkraft oder durch mechanische und chemische Einwirkung von Körpern verursacht werden. Und zwar können wir zweierlei Wirkungen dieser Faktoren unterscheiden, wir können von allgemeinen Reizen und von speziellen Reizen sprechen. Die allgemeinen Reize oder die sog. formalen Bedingungen versetzen die Pflanze erst in den reaktionsfähigen Zustand, in dem Wachstum und Bewegung möglich sind, und in dem allein durch die speziellen Reize Bewegungen erzielt werden können. Zu den allgemeinen Reizen gehört ein gewisses Ausmaß der Temperatur, eine gewisse Menge von Sauerstoff und all den Stoffen, die wir als Nährstoffe bezeichnet haben. Die speziellen Reize wirken dann sehr häufig dadurch, daß sie verschiedene Orte an der Pflanze mit verschiedener Intensität treffen, oder dadurch, daß sich ihre Intensität mit der Zeit ändert. Jeder Reiz wirkt, das haben wir schon früher zur Genüge hervorgehoben, nur auslösend. Daß auch die formalen Bedingungen (allgemeine Lebensbedingungen) als Reize wirken, ist nicht immer klar erkannt worden. Es ist aber in der Mehrzahl der Fälle gar nicht möglich, sie anders aufzufassen, ja es fällt oft überhaupt sehr schwer, sie von den speziellen Reizen zu trennen.

Bei gegebenen allgemeinen Reizen führen die speziellen Reize nach einer Anzahl von inneren Vorgängen, die wir bald genauer kennen lernen werden, endlich zu einer Bewegung; diese nennen wir die Reizreaktion, genauer gesagt, die sichtbare Endreaktion des Reizes. Man sagt, der Reiz induziert eine bestimmte Bewegung; man nennt die Bewegung eine induzierte, oder eine paratonische. Bewegungen, die sich äußerlich von den paratonischen nicht unterscheiden, treten uns aber manchmal auch ohne äußere Induktionen entgegen; dann spricht man von autonomen Bewegungen.

Für die Besprechung der Reizbewegungen müssen wir uns nun nach einer passenden Einteilung umsehen. Wir könnten entweder nach der Reizursache gruppieren, also die auf Wärme, Licht etc. eintretenden Bewegungen nacheinander behandeln, oder wir können die Reaktionsformen oder endlich die biologische Bedeutung der Bewegung in den Vordergrund stellen. Wir wollen die Art der Reaktion in erster Linie berücksichtigen und unterscheiden deshalb zunächst die Reizreaktionen der freibeweglichen Organismen, die erst in den beiden letzten Vorlesungen besprochen werden sollen, von denen der festgewachsenen. Die letzteren können entweder nur ihre Länge ändern, oder sie führen Krümmungen, Drehungen, Windungen aus, wie sie S. 481 in Fig. 127 dargestellt sind. Durch diese Gestaltsveränderungen wird wenigstens ein Teil des Organs in eine andere Lage, an einen anderen Ort gebracht. Wenn die neue Lage eine Beziehung zur Einwirkungsrichtung des Reizmittels (Schwere, Licht etc.) zeigt, spricht man von Tropismen, wenn aber das Reizmittel überhaupt nicht bestimmt gerichtet ist, oder wenn die Orientierung der Organe keine Beziehung zu seiner Richtung zeigt, sondern nur von der Pflanze selbst bestimmt wird, dann haben wir es mit Nastieen zu tun. Wir behandeln zuerst die Richtungsbewegungen (Tropismen), dann die Krümmungsbewegungen (Nastieen), und werden in jedem Einzelfall zu untersuchen haben, ob sie durch Wachstum oder durch Turgor zustande komme

---

Vorlesung 33.

Geotropismus I.

Es ist eine Erfahrungstatsache, zu deren Konstatierung es keiner botanischen Kenntnisse bedarf, daß die Pflanzenorgane eine bestimmte Richtung im Raum einnehmen. Die Stämme eines Tannenwaldes stehen exakt lotrecht und demnach untereinander parallel; ihre Aeste und Zweige stehen ebenfalls gesetzmäßig, doch läßt sich deren Lage nicht allein durch den Winkel bezeichnen, den sie mit der Lotlinie bilden, da die offenbaren Beziehungen zu ihrer jeweiligen Hauptachse hiermit nicht ausgedrückt werden. Betrachten wir statt eines Tannenbaumes eine Keimpflanze, so vereinfacht sich offenbar das Problem, denn hier sind, zunächst wenigstens, nur Organe vorhanden, die sich in der Lotlinie einstellen. Zugleich aber bemerken wir hier leichter als an einem Baum das total verschiedene Verhalten der Wurzel und des Stammes. Beide stehen in der Lotlinie, aber der Stamm verlängert sich in ihr aufwärts, die Wurzel abwärts. Bringen wir die Keimpflanze aus dieser ihrer natürlichen Lage heraus, legen wir sie z. B. horizontal, so sehen wir in beiden Organen eine Krümmung eintreten; die Wurzel krümmt sich abwärts, der Keimsproß aber aufwärts (Fig. 141). Da diese Krümmungen nicht an der Stelle ausgeführt werden, wo Sproß und Wurzel zusammenstoßen, vielmehr in der Nähe der Spitze beider Organe, so bleibt ein je nach Umständen verschieden großes Stück der Achse horizontal gerichtet, und nur die beiden Enden werden durch die Krümmung in die natürliche Lage zurückgebracht, in der dann auch der weitere Zuwachs erfolgt. Da nun fast jedes Organ der Pflanze eine bestimmte Ruhelage hat und das Bestreben zeigt, in diese zurückzukehren, wenn es gestört worden ist, so müssen wir der Pflanze die Fähigkeit zuschreiben, sich im Raum orientieren zu können; die oft nicht nur in einfachen Krümmungen, sondern auch in Torsionen oder Windungen bestehenden Bewegungen, die zur richtigen, im allgemeinen zweckmäßigen Lage der Glieder im Raum führen, nennen wir Orientierungsbewegungen. Selbstverständlich müssen es bestimmte Eigenschaften des Raumes sein, wie die Verteilung von Licht, Wasser etc. etc., an denen sich die Pflanze orientiert, und die Pflanze muß irgend welche Sinnesorgane besitzen, mit Hilfe deren sie Eindrücke von diesen Eigenschaften der Außenwelt aufnehmen kann.

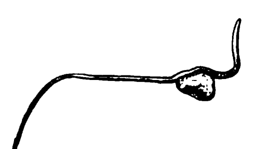


Fig. 141. Keimende Maispflanze horizontal gelegt. Geotropische Krümmung.

Sehr häufig ist nun die Orientierung eines Organes von mehreren Faktoren zugleich abhängig, in den einfachen Fällen aber, von denen wir ausgingen, bei der sich abwärts krümmenden Wurzel, bei dem nach oben sich krümmenden Sprosse ist nur eine einzige Kraft beteiligt, oder braucht wenigstens nur eine einzige Kraft beteiligt zu sein, nämlich die Schwere. Daß wirklich die Schwerkraft den rechten Wuchs der Hauptachse und Hauptwurzel bedingt, er

eigentlich schon die direkte Beobachtung, die zeigt, daß diese Organe auf unserer ganzen Erdkugel in der gleichen Weise orientiert sind, eben in der Richtung der Erdradien; denn außer der Schwerkraft kennen wir keine überall gegebene, in der Radiusrichtung wirkende Kraft. Doch nicht auf Grund dieses Gedankengangs, sondern durch die Versuche von KNIGHT (1806) und SACHS (1874) hat sich in unserer Wissenschaft diese Erkenntnis Bahn gebrochen. KNIGHTS Versuche beruhen auf folgender Ueberlegung: Offenbar kann die Schwerkraft nur dann die Wurzel zum Abwärtswachsen, den Stamm zum Aufwärtswachsen veranlassen, wenn der Same in Ruhe und in derselben relativen Lage zur Richtung der Erdanziehung verbleibt; deshalb vermutet KNIGHT, „daß eine solche Beeinflussung durch stetigen und schnellen Wechsel der Lage des keimenden Samens aufgehoben werden könne, und daß man ferner in der Lage wäre, durch das Mittel der Zentrifugalkraft eine Gegenwirkung auszuüben“.

Er befestigte also am Rand eines Rades eine Anzahl von keimenden Samen in möglichst verschiedenen Lagen, so daß die austretenden Wurzeln nach außen, nach innen und zur Seite hervorwachsen mußten und ließ dieses Rad um eine horizontale Achse rotieren. Da er aber dem Rad eine sehr ansehnliche Geschwindigkeit erteilte, so wurde nicht nur die einseitige Wirkung der Schwerkraft ausgeschlossen, sondern gleichzeitig eine recht beträchtliche Zentrifugalkraft erzeugt, die nun ihrerseits die Keimlinge beeinflußte. „Ich hatte“ — so schreibt KNIGHT — „denn auch bald das Vergnügen, zu beobachten, daß die Würzelchen, in welcher Richtung sie auch nach der jeweiligen Stellung der Samen hervortreten, ihre Spitzen vom Radkranze nach außen kehrten und bei weiterem Wachstum bald einen rechten Winkel mit der Radachse bildeten. Die jungen Stengel jedoch wuchsen nach der entgegengesetzten Richtung, und in einigen Tagen waren alle ihre Spitzen im Mittelpunkt des Rades vereinigt.“ Die Keimpflanzen wurden also in diesem Versuch durch die Zentrifugalkraft in ganz derselben Weise beeinflußt, wie in der Natur durch die Schwerkraft.

In einem anderen Experiment ließ KNIGHT Schwerkraft und Zentrifugalkraft gleichzeitig, aber in verschiedener Richtung, auf die Keimlinge einwirken. Die Pflanzen waren auf einer horizontalen Scheibe befestigt, die um eine vertikale Achse rotierte, und wenn nun der Abstand der Pflanzen vom Zentrum und die Rotationsgeschwindigkeit so gewählt wurden, daß der mechanische Effekt von Schwerkraft und Zentrifugalkraft gleich war, dann wuchsen die Wurzeln nach außen und unter 45° nach unten, die Stengel nach innen und unter dem gleichen Winkel nach oben; wurde aber die Rotation gesteigert, so nahmen die Keimachsen immer mehr eine der Horizontalen sich nähernde Lage an. Daraus muß man schließen, daß die Pflanze zwischen Schwerkraft und Zentrifugalkraft keinen Unterschied zu machen versteht, daß man also eine durch die andere ersetzen kann. Beide Kräfte aber haben das miteinander gemein, daß sie den Körpern eine Massenbeschleunigung erteilen.

Eine sehr wesentliche Ergänzung zu den KNIGHTschen Fundamentalversuchen brachten dann erst sehr viel später (1874) die [illegible]te von SACHS. Hier wurden die Pflanzen wie im ersten [illegible]Versuche an der horizontalen Achse gedreht, aber [illegible] der Umdrehung wurde sehr gering gewählt,

nämlich so, daß eine Umdrehung in 10—20 Minuten erfolgte. Diese Geschwindigkeit ist so klein, daß nennenswerte Zentrifugalkräfte nicht entwickelt werden; da aber durch die fortwährende Drehung jede einseitige Schwerewirkung eliminiert ist, so wachsen Wurzeln und Sprosse in jeder beliebigen Richtung, die man ihnen zu Anfang gegeben hat, weiter. Da also durch diesen Appaıat das Krümmen (κλίνειν) der Pflanzen verhindert wird, so nannte ihn SACHS (1879) „Klinostat". Unsere Fig. 142 zeigt einen solchen Apparat in Tätigkeit. Ein Uhrwerk dreht die horizontale Achse, an der sich die Pflanze befindet; auf die Einrichtungen, welche verschiedene Rotationsgeschwindigkeiten zu erzielen erlauben, haben wir hier nicht einzugehen.

Die Orientierungsbewegungen der Pflanze nennt man auch „tropistische" Bewegungen; die Befähigung der Pflanze zu solchen heißt „Tropismus" (vgl. S. 509). Je nach dem äußeren Anlaß unterscheidet man dann ferner tropistische Bewegungen durch Schwerkraft, Licht etc.

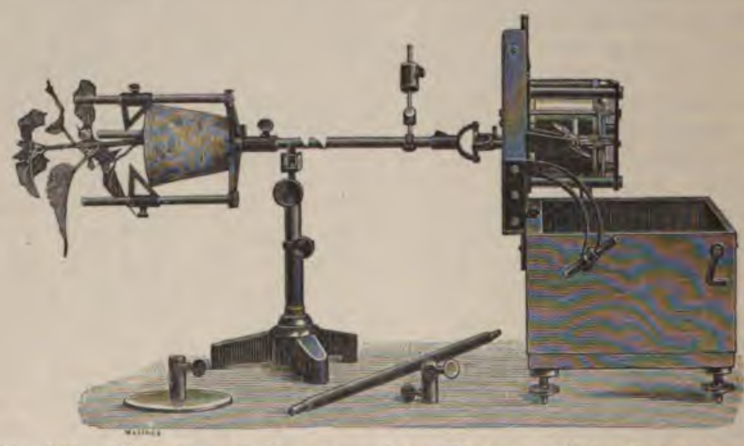


Fig. 142. Klinostat nach PFEFFER. Ausgeführt von Mechaniker ALBRECHT in Tübingen.

oder einen Geotropismus, Phototropismus etc. Heute also haben wir es mit dem Geotropismus zu tun, und aus dem Gesagten ist schon zu entnehmen, daß es zweierlei Geotropismus gibt. Positiv geotropisch nennen wir die Wurzeln und alle anderen Organe, deren Wachstum von der Schwerkraft nach dem Erdzentrum zu gerichtet wird, negativ geotropisch aber die Sprosse und die anderen Pflanzenteile, die gerade entgegengesetzt, also in der Richtung der Radien von der Erde weg wachsen. Wenn auch Wurzel und Sproß die charakteristischen Typen für die beiden Formen von Geotropismus sind, so wäre es doch ganz verkehrt zu glauben, die Art der geotropischen Reaktion richte sich nach der morphologischen Beschaffenheit des Organs. Sie richtet sich vielmehr nach den Bedürfnissen der Pflanze, und so finden wir denn auch Wurzeln, die negativ geotropisch sind und aus dem Boden herauswachsen (Atemwurzeln der Palmen etc.; KARSTEN 1890), andrerseits positiv geotropische Sprosse, die in den Boden eindringen, oder wenigstens abwärts wachsen (Rhizome von Yucca, Cordyline, manche Keimsprosse von Liliaceen, einige Blütenstiele nach

der Bestäubung etc.). Auch ist die Art des Geotropismus nicht eine ein für alle Male gegebene, sondern es kann, wie wir später sehen werden, ein positiv geotropisches Organ negativ geotropisch werden oder andere Formen des Geotropismus annehmen, von denen jetzt noch nicht gesprochen werden kann. Im übrigen ist aber der Geotropismus im Pflanzenreich eine weit verbreitete Eigenschaft; er findet sich nicht nur bei den höchsten Pflanzen, sondern auch bei Moosen, Algen und Pilzen; er ist nicht an die vielzellige Gewebestruktur gebunden, sondern er tritt auch bei einzelligen Organen (Internodien von Nitella, Wurzelhaare von Chara) auf. Doch fehlt es nicht an Pflanzen, die gar nicht geotropisch sind, wie z. B. die Mistel und gewiß viele Algen. Endlich kann ein Teil einer Zelle geotropisch reagieren, während ein anderer das nicht tut; so ist z. B. der Sporangienträger der Mucorineen negativ geotropisch und das übrige Mycel dieser Pilze reagiert nicht auf die Schwerkraft.

Unsere nächste Aufgabe muß es nun sein, den Vorgang der geotropischen Krümmung näher zu verfolgen. Daß dieselbe auf einer ungleichen Länge der antagonistischen Seiten beruht, ist selbstverständlich; wie diese aber entsteht, das kann man der Krümmung selbst nicht ansehen. Eine Krümmung kann ja — wie wir in der vorigen Vorlesung gesehen haben — ebenso durch Turgor wie durch Wachstum zustande kommen. Tatsächlich treten denn auch bei geotropischen Krümmungen — wenigstens bei vielzelligen Objekten — beiderlei Modi auf; allein die Krümmung durch Turgorveränderung findet sich nur in Organen, die wir heute noch nicht zu betrachten haben, und so beschränken wir uns zunächst auf die Wachstumskrümmungen, die wir an einigen Beispielen zu erläutern versuchen. Wir wählen dazu vielzellige Organe, weil für einzellige keine genaueren Angaben existieren. Uebrigens liegt kein Grund vor, Differenzen zwischen einzelligen und vielzelligen Organen zu vermuten.

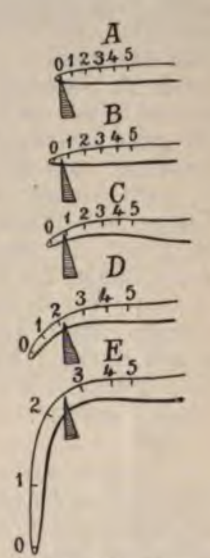


Fig. 143. Geotropische Krümmung einer Wurzel. Nach Sachs (1873 b).

Wir beginnen mit der geotropischen Krümmung einer Hauptwurzel, die wir uns ebenso wie die anderen, später zu behandelnden Organe zunächst horizontal gelegt denken. „Fig. 143 (Sachs 1873b) stellt die verschiedenen Krümmungszustände einer hinter einer Glimmerwand in sehr lockerer Erde bei 20° C wachsenden Wurzel von Vicia Faba dar. Die wachsende Region (vgl. S. 335) ist vom Vegetationspunkt aus in fünf Zonen von je 2 mm Länge eingeteilt; wir nennen diese I (zwischen Marke *0* und *1*), II, III, IV und V; ein Papierindex (schraffiertes Dreieck) zeigt mit seiner Spitze auf die Marke *0* (*A*). In *B* ist dieselbe Wurzel eine Stunde später anscheinend noch ganz gerade, aber bereits um etwa 1,6 mm verlängert, wie die Verschiebung der Marke *0* zeigt; in *C* erscheint die Wurzel nach zwei Stunden noch mehr verlängert und deutlich gekrümmt; die Krümmung hat jetzt, wie man sich mit Hilfe eine durchsichtigen Glimmerplättchens mit eingeritzten Kreisen überzeugt, die Form eines Kreis-

bogens von ca. 15 mm Radius oder ist doch von einem solchen nicht zu unterscheiden. *D* zeigt uns dieselbe Wurzel sieben Stunden nach Beginn des Versuches; jetzt sind bereits die Marken *1*, *2* bei dem Index vorbeigewandert, die Wurzel also um mehr als 4 mm gewachsen, und die Partialzuwachse, auf der konvexen Seite gemessen, sind:

	(Basis)				(Spitze)	
Zonen	V	IV	III	II	I	Sa.
Zuwachse in mm:	0,4	1,0	1,8	0,8	0,2	4,2

Die Krümmung ist jetzt verstärkt, der Krümmungsradius der Konvexität, der bei *C* 15 mm betrug, ist bei *D* nur 10 mm; auch jetzt noch gleicht die Krümmung einem Kreisbogen, der alle wachsenden Teile bis Marke *5* umfaßt, doch sind wahrscheinlich die Zonen II und III stärker gekrümmt als I, IV, V. *E* ist das Bild der Wurzel nach 23 Stunden; die Krümmung hat jetzt zwei Veränderungen erfahren; sie ist erstens nicht mehr ein Kreisbogen, sondern ihre Biegung ist zwischen den Marken *2* und *3* stärker als vorn und hinten; zweitens aber ist der Krümmungsradius zwischen den Marken *2* und *3* noch kleiner als vorhin, ca. 8 mm; in dem Zustand *D* war die Spitze der Wurzel ungefähr 45° gegen den Horizont geneigt, jetzt in *E* ist sie schon senkrecht; man sieht, daß es vorwiegend, aber nicht allein, die Krümmung und das Wachstum der Zone III (zwischen *2* und *3*) ist, durch welche die Zonen II und I abwärts gerichtet worden sind. In Zone II ist noch eine Krümmung vorhanden, die gegen Marke *1* hin abnimmt, die Zone I ist kaum merklich gekrümmt. Von Marke *3* bis zur Spitze hat also die Wurzel nahezu die Form einer Parabel, deren Scheitel ungefähr bei *3* liegt" (Sachs 1873b, S. 440).

Fragen wir nun, warum die in Fig. 143 *D* im ganzen wachsenden Teil sichtbare Krümmung nicht in allen Zonen gleichmäßig fortschreitet, so müssen wir den Grund dafür in der verschiedenen Wachstumsintensität der einzelnen Zonen einerseits und in der verschiedenen Lage derselben andererseits suchen. Zone IV ist ja nach sieben Stunden beträchtlich weniger gewachsen als III, und V dürfte nach dieser Zeit schon ganz ausgewachsen sein; damit ist die Krümmungsfähigkeit von V erloschen, die von IV geschwächt gegenüber III. Die Zonen I und II aber, die mit der Zeit stärker wachsen als III, nähern sich schon frühzeitig der Vertikalen, gelangen also in eine Stellung, wo kein Krümmungsreiz mehr auf sie einwirken kann. Wahrscheinlich kommt aber für die Lokalisierung der Hauptkrümmung in Zone III noch ein besonderer Umstand in Betracht, nämlich ein auf die Krümmung folgendes Bestreben der Geradestreckung, das an Organen mit längerer Wachstumszone, als sie die Wurzeln haben, sich mit Sicherheit nachweisen läßt. In Zone I dürfte freilich die in der Figur hervortretende Geradestreckung zum Teil auch auf der starken Verlängerung beruhen; denn ein bogenförmig gekrümmtes Organ muß sich, wie eine einfache geometrische Ueberlegung zeigt, immer mehr abflachen, wenn es sich bei fernerem Wachstum auf der Konkavseite ebensoviel verlängert als auf der Konvexseite.

Unsere bisherigen Ausführungen zeigen also, daß die geotropische Krümmung der Wurzel auf die Wachstumszone beschränkt ist, sie geben aber keinen Aufschluß über den näheren Verlauf des Wachs-

tums. Es liegen in dieser Beziehung im wesentlichen etwa die folgenden Möglichkeiten vor:

1. Das Wachstum verläuft auf **einer** Seite mit derselben Geschwindigkeit wie bisher:
   a) Diese Seite ist die **Konkavseite**; auf der Konvexseite muß also eine Steigerung des Wachstums eintreten.
   b) Diese Seite ist die **Konvexseite**; auf der Konkavseite muß eine Verlangsamung des Wachstums eintreten.
2. Das Wachstum ändert sich an **beiden** Seiten:
   Es nimmt auf der Konkavseite ab, auf der Konvexseite zu.

Im zweiten Fall kann z. B. die Abnahme des Wachstums auf der einen Seite gerade so groß sein, wie die Zunahme auf der anderen Seite, dann ändert sich also die Wachstumsgeschwindigkeit in der Achse (Mittellinie) der Wurzel, die gleich weit von der konkaven wie von der konvexen Seite liegt, gar nicht; im ersten Fall aber muß sich das Wachstum dieser Mittellinie stets ändern, es tritt eine Beschleunigung bei a, eine Hemmung bei b ein. Aller Wahrscheinlichkeit nach trifft Fall 2 zu, das Wachstum der Mittellinie bleibt während der Krümmung ungeändert. Ganz sicher läßt sich die Frage aber nicht entscheiden, weil die Wachstumsintensität zu große individuelle Differenzen aufweist (LUXBURG 1905).

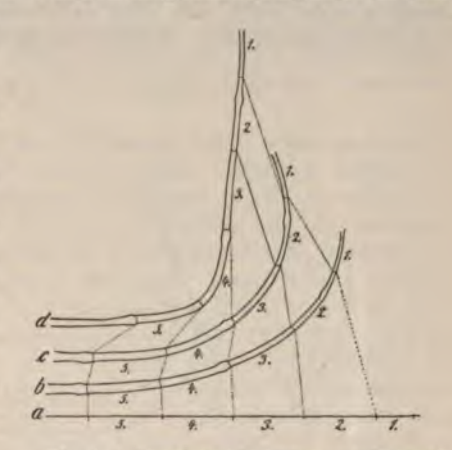


Fig. 144. Cephalaria procera. *a* Stengel, 12 Uhr horizontal gelegt, mit Marken versehen; Zone *5*, *4*, *3*, und *2* je 10 cm lang, Zone *1* 5 cm lang. *b* Derselbe Stengel $3^1/_4$ Stunden später als *a*. *c* Derselbe Stengel $2^1/_4$ Stunden später als *b*. *d* Derselbe Stengel 16 Stunden später als *c*. Nach SACHS (1888). Stark verkleinert, etwa $^1/_{10}$ nat. Gr.

Die negativ geotropische Krümmung eines **Stengels** (SACHS 1888) vergegenwärtigt die Fig. 144. Die wachstumsfähige Strecke ist hier ungefähr 50 cm lang; durch Tuschestriche ist sie in fünf Zonen geteilt, von denen die vier untersten (*5*—*2*) je 100 mm, die oberste (*1*) aber nur 50 mm lang ist. Um 12 Uhr wurde der Stengel horizontal gelegt (*a*). Nach $3^1/_4$ Stunden (*b*) ist in allen Zonen eine Krümmung eingetreten; am stärksten (rad. = 16 cm) ist sie in der stärkstwachsenden Zone *1*; am schwächsten in der langsamst wachsenden Zone *5*. Nach $5^1/_2$ Stunden (*c*) hat die Krümmung besonders in Zone *3* und *4* zugenommen, während Zone *1*, die schon über die Vertikale hinaus gekrümmt ist, anfängt, sich geradezustrecken. Nach 22 Stunden (*d*) endlich ist *1* bis *3* ziemlich geradegestreckt und die Hauptkrümmung mit 7 cm Radius liegt an der Basis von *4* und an der Spitze von *5*. — Zwei Erscheinungen sind also bei diesem Vorgang bemerkenswert. Erstens die Verschiebung der stärksten Krümmung von der Zone maximalen Zuwachses, nahe der Spitze, wo sie auftritt, nach der letzten eben noch wachsenden Zone an der Basis, und zweitens die Ueberkrümmung der Gipfelteile, die sowohl durch Nachwirkung der geotropischen

Reizung als auch durch das basale Fortschreiten der Krümmung zustande kommen muß. Diese Ueberkrümmung tritt nicht selten noch sehr viel auffälliger zutage, so z. B. in unserer Fig. 145; sie wird aber bald wieder rückgängig gemacht, weil ein erneuter geotropischer Reiz eine Krümmung in entgegengesetztem Sinne herbeiführt. Aber auch auf dem Klinostaten wird jede geotropische Krümmung rückgängig gemacht. Wie VOECHTING (1882) gezeigt hat, ist das die Folge des sog. Autotropismus. Dieser äußert sich nach jeder Krümmung, auch nach gewaltsamer mechanischer Beugung, darin, daß die Konkavseite zu stärkerem Wachstum gereizt wird, wodurch eben dann eine Geradestreckung erfolgt, wenn nicht während der ersten Krümmung das Wachstum zu Ende geführt worden ist. Die autotropische Rückkrümmung setzt nun aber nicht erst ein, wenn der geotropische Reiz auf dem Klinostaten eliminiert ist, sondern auch bei weiterdauernder Schwerewirkung; im letzteren Fall führt sie nur zu einer Abflachung des entstandenen Bogens nicht zu völliger Geradstreckung (vgl. auch BARANETZKI 1901).

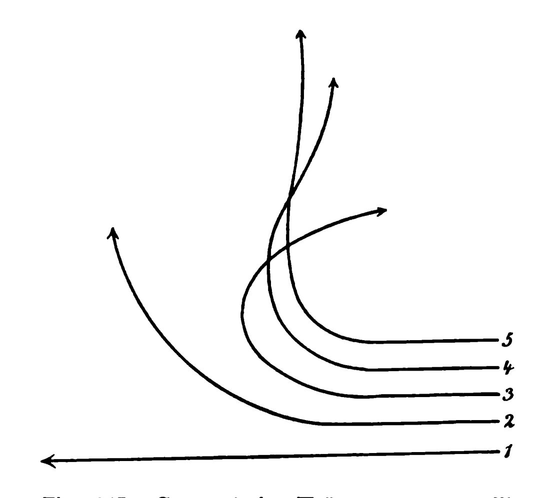


Fig. 145. Geotropische Krümmung von Allium atropurpureum in verschiedenen Stadien (1—5). Nach SACHS. Vorlesungen.

Das Endresultat der geotropischen Reizung eines Stengels ist also immer, daß eine definitive Krümmung basal, an der Grenze zwischen den ausgewachsenen und den wachsenden Teilen, bestehen bleibt, und daß der ganze Gipfelteil völlig gerade gestreckt wird.

Nach den Messungen von Graf LUXBURG (1905) kommt auch bei Stengeln die geotropische Krümmung ohne Wachstumsänderung der Mittellinie durch verstärktes Wachstum der Konvexseite und vermindertes der Konkavseite zustande. Dies gilt aber nicht allgemein; die gelenkartigen Anschwellungen, die man am Stengel oder an der Blattbasis mancher Pflanzen findet (Tradescantia, Dianthus, Gräser), zeigen vielmehr nach geotropischer Reizung eine beträchtliche Zunahme ihrer mittleren Wachstumsgeschwindigkeit (vgl. auch S. 517).

Die Wachstumsdifferenz zwischen Ober- und Unterseite nach geotropischer Reizung macht sich nun aber nicht nur am intakten Pflanzenteil geltend; bei Stengeln wenigstens kann man Krümmungen auch an einzelnen ausgeschnittenen Teilen konstantieren, während die Wurzel durch Verwundung meist für längere Zeit gegen die Schwerkraft unempfindlich wird. Daß nun einzelne quer abgeschnittene Stengelstücke sich noch geotropisch krümmen können, ist wenig auffallend: merkwürdig ist aber das Verhalten von längsgespalt Pflanzenteilen. Werden z. B. Stengel längshalbiert, so m der früher schon besprochenen Gewebespannung eine A

mung beider Längshälften eintreten; werden diese dann so gelegt, daß die eine Längshälfte ihre Epidermis nach oben, die andere nach unten kehrt, während die Schnittflächen des gerade gedachten Markes horizontal liegen, so wirkt der Geotropismus auf jede Hälfte gesondert ein und erzeugt in ihr eine Wachstumsdifferenz zwischen den nach oben und den nach unten liegenden Teilen; es wird also in der oberen Längshälfte das Wachstum des Markes beschleunigt, die Epidermis verkürzt, in der unteren wird die Epidermis verlängert und das Mark wächst weniger als in der oberen Längshälfte. Die Gewebespannung läßt aber hier die geotropische Reaktion nicht rein zur Erscheinung kommen. Macht man dagegen den gleichen Versuch mit Grasknoten, d. h. mit polsterartig verdickten Basalteilen der Blattscheide der Gramineen, denen eine derartige Gewebespannung fehlt, so kann man geotropische Krümmungen an der oberen wie an der unteren Längshälfte mit Leichtigkeit konstatieren; es macht sich kein Unterschied geltend, welche Seite auch nach oben gewendet ist. DE VRIES (1880) zeigte, daß sogar die in vier Längsteile gespaltenen Polster noch vorzüglich geotropisch reagieren.

Die Grasknoten erregen unser Interesse auch noch aus einem anderen Grunde. Bei den bisher besprochenen Objekten hängt die geotropische Krümmung vom Längenwachstum ab; wo dieses erloschen ist, findet keine Krümmung statt. Wenigstens haben das alle Autoren, die sich mit der Frage beschäftigten, so gefunden, mit Ausnahme von KOHL (1894), der indes den Beweis für seine gegenteilige Angabe schuldig geblieben ist (NOLL 1895). Die Knoten der Gramineen aber sind Organe, die auch in völlig ausgewachsenem Zustande geotropische Krümmungen ausführen können, da sie durch jede Veränderung, die sie aus der geotropischen Ruhelage bringt, zu neuem Wachstum veranlaßt werden. Bei der Krümmung erfährt die Unterseite eine sehr starke Verlängerung; sie wird in kurzer Zeit doppelt bis fünffach so lang als zuvor, während die Oberseite mit Gewalt komprimiert wird und schon äußerlich die Folgen der Kompression durch Falten anzeigt. Einige Zahlen (SACHS 1872, S. 206) mögen das näher illustrieren:

Cinquantino Mays Länge der Knoten in mm	Oberseite	Unterseite	Obers.	Unters.	Obers.	Unters.
Vor der Krümmung	4,3	4,1	4,0	5,0	5,0	5,0
Nach der Krümmung	2,0	9,0	3,0	11,0	4,5	12,5
Veränderung	— 1,8	+ 4,9	— 1,0	+ 6,0	— 0,5	+ 7,5

An die Knoten der Gräser, die ja Blattknoten sind, schließen sich eine ganze Reihe von polsterförmigen Verdickungen an, die sich an der Basis oder an der Spitze von Blattstielen finden; sie behalten alle die Wachstumsfähigkeit länger als die benachbarten Stielteile, und sie nehmen nach äußeren Reizen ihr Längenwachstum wieder auf (MOEBIUS 1899). Aber auch verholzte Zweige unserer Bäume können an mehrjährigen, in sekundärem Dickenwachstum begriffenen Stellen geotropische Krümmungen ausführen, zu denen Pflanzen ohne sekundäres Dickenwachstum, z. B. die Palmen, nicht befähigt zu sein scheinen. Es ist zu vermuten, daß die Krümmungen hier darauf beruhen, daß die aus dem Cambium hervorgehenden Elemente auf beiden Seiten verschiedene Länge annehmen. Eingehende Untersuchungen aber nicht vor. (Vgl. MEISCHKE 1899, HARTIG 1901, JOST 'ANETZKI 1901.)

In allen genauer studierten Fällen ist also die nächste Ursache der Krümmung eine Differenz im Längenwachstum gegenüberliegender Seiten. Wie gewöhnlich, so geht auch hier dem Flächenwachstum der Membranen eine Dehnung durch Turgor voraus, die dann allmählich durch Wachstum fixiert wird. Plasmolysiert man ein Organ beim Beginn der geotropischen Krümmung, so streckt es sich demnach wieder gerade; späterhin aber ist die Krümmung eine bleibende. Die Turgordehnung ist auf den beiden antagonistischen Seiten ungleich groß. Diese Differenz könnte nun daher rühren, daß der osmotische Druck auf der Konvexseite zu-, auf der Konkavseite abnähme. Das ist aber keineswegs der Fall; vielmehr scheint der Druck auf der Konkavseite unverändert zu bleiben, auf der Konvexseite aber während der Krümmung abzunehmen. Da die Wachstumsgeschwindigkeit der Zellhaut nicht direkt von der Größe des osmotischen Druckes abhängt, wohl aber dieser häufig von der Volumzunahme der Zelle, so ist an diesem Resultat nichts besonders Auffallendes. Die ungleiche Turgordehnung der beiden Seiten muß also mit einer Veränderung der Dehnbarkeit der Zellhäute zusammenhängen, die Konvexseite wird dehnbarer; bei einzelligen Organen kann ja die Krümmung überhaupt nur auf einer Veränderung der Dehnbarkeit der Zellhaut beruhen. Daß wir über die Ursachen derselben, wie überhaupt über die Wachstumsmechanik der Zellwand, nichts Zuverlässiges wissen, ist schon bei früherer Gelegenheit gesagt worden. Wir wollen deshalb hier nicht noch einmal auf diese Streitfragen eingehen, obwohl die geotropischen Krümmungen nicht selten Veranlassung zu Auseinandersetzungen über die Wachstumsmechanik der Zellhaut gegeben haben. Leider gestatten die Messungen an den sich krümmenden Organen oft nicht einmal mit Sicherheit festzustellen, ob die Konkavseite, die Konvexseite oder beide „aktiv" an der Krümmung beteiligt sind. In manchen Fällen, nämlich dann, wenn die Konkavseite sich direkt verkürzt, kann freilich kein Zweifel herrschen, daß ihr Verhalten ein passives und nur die Folge der starken Dehnung der Konvexseite sowie des Widerstandes zentraler Partien ist; wird, wie bei Gramineenknoten, die Konkavseite in Falten gelegt, so tritt ihre Passivität bei der Krümmung auch äußerlich sichtbar hervor. Sie muß sich aber nicht in allen Fällen so verhalten. — Erfahrungen von Sachs (1873a), die durch Isolierung einzelner Gewebe während der Krümmung gewonnen wurden, zeigen ferner, daß die zentralen Partien (das Mark der Stengel) an der Krümmung nicht direkt beteiligt sind; dies gilt freilich nur für die intakte Pflanze und nicht für die S. 517 erwähnten längszerspaltenen Internodien.

Halten wir fest, daß die Krümmung im allgemeinen auf ungleichem Wachstum opponierter Seiten beruht, daß bei positivem Geotropismus eine erdwärts gekehrte Seite im Wachstum gehemmt, eine zenithwärts stehende aber gefördert wird, und daß bei negativem Geotropismus die Wachstumsverteilung die umgekehrte ist, dann müssen wir die Frage aufwerfen: „Wie kann die Schwerkraft das Wachstum so beeinflussen, und vor allen Dingen, wie kann sie es in verschiedenen Organen gerade in entgegengesetztem Sinn beeinflussen"? Eigentlich haben wir die Frage schon beantwortet, wenn wir den Geotropismus als eine Reizbewegung bezeichneten; denn der Sinn dieser Bezeichnung kann ja offenbar nur der sein, daß wir annehmen, die Schwerkraft spiele bei der Krümmung nur die Rolle

des auslösenden Reizes, sie wirke nicht rein mechanisch. In der Tat ist das unsere heutige Auffassung der Sache, und diese ist eigentlich selbstverständlich, wenn man die diametral entgegengesetzte Wirkung derselben äußeren Kraft in positiv und negativ geotropischen Organen ins Auge faßt. Die Geschichte unserer Wissenschaft (vgl. Schober 1899) zeigt aber, daß diese Auffassung erst durch harte Arbeit errungen worden ist und keineswegs von Anfang an selbstverständlich schien. Tatsächlich suchte noch in den sechziger Jahren des vorigen Jahrhunderts ein Forscher von der Bedeutung wie W. Hofmeister (1863) die Wirkung der Schwerkraft, kurz gesagt, in rein mechanischer Weise zu erklären. Hofmeister schrieb dem krümmungsfähigen Teil der Wurzel einen „weichen“ Aggregatzustand zu und ließ die Krümmung durch das Gewicht der Spitze zustande kommen. Auf seine Vorstellung über die negativ geotropische Krümmung wollen wir nicht eingehen; sie hat nur noch historische Bedeutung. Die Theorie von der breiweichen Wurzelspitze hat zwar ebenfalls nur historische Bedeutung, sie ist aber auch heute noch sehr lehrreich, denn sie zeigt, wie selbst bedeutende Männer unter der Herrschaft einer vorgefaßten Meinung blind gegen die Tatsachen werden, sie mahnt also dazu, den Tatsachen in erster Linie Wert beizulegen, die Theorie nur als das zu nehmen, was sie sein soll, der stets wechselnde Ausdruck der „konzentrierten Erfahrung“. Ohne vorgefaßte Meinung hätte ja Hofmeister an jeder beliebigen Wurzel sehen müssen, daß ihre Spitze eher noch sprödem Glas als erwärmtem Siegellack vergleichbar ist. Auch hatte schon Johnsohn (1828) gezeigt, daß man das Gewicht der Wurzelspitze durch ein Gegengewicht äquilibrieren kann, ohne daß die geotropische Abwärtskrümmung unterbleibt, und 1829 hatte Pinot gefunden, daß die Wurzelspitze bei der geotropischen Krümmung auch in Quecksilber einzudringen vermag, also einen sehr bedeutenden Außendruck überwinden kann. Doch diese Versuche aus älterer Zeit wurden von Hofmeister nicht anerkannt, und erst Frank (1868) gelang es, die verkehrte Auffassung vom passiven Herabsinken der Wurzelspitze zu beseitigen und im wesentlichen die richtige Anschauung anzubahnen, wenn er sagte, daß es sich beim Geotropismus um „eine aktive eigentümliche Kraft handle, die erst durch die Schwerkraft im Innern des Pflanzenteils ausgelöst worden ist.“ Konsequenter wurde die Wirkung der Schwere als eine auslösende aber erst von Pfeffer (1875, 1893a) und von Sachs aufgefaßt. Nicht unerwähnt soll bleiben, daß schon 1824 Dutrochet von Auslösung gesprochen hatte, freilich aber später wieder andere Vorstellungen entwickelte.

Wenn schon die Abwärtskrümmung der Wurzel mit einer beträchtlichen Arbeitsleistung verbunden sein kann, so ist eine solche bei der geotropischen Aufwärtskrümmung unter allen Umständen nötig, weil es sich ja um die Hebung einer Last handelt, und weil diese zumeist an einem viel größeren Hebelarm wirkt, als bei der Wurzel. Erst in neuerer Zeit hat Pfeffer (1893b) die Arbeitsleistung in den Knoten geotropisch sich krümmender Gräser studiert, und Meischke (1899) hat andere Pflanzen mit derselben Fragestellung untersucht. Es ergab sich, daß die zur Wirkung kommende Energie Werte erreicht, wie man sie auf Grund der S. 501 besprochenen Arbeitsleistung durch Wachstum erwarten konnte. Speziell wurde dann noch gezeigt, daß zur Aufrichtung eines Grashalmes die zur

Verfügung stehende Energie tatsächlich nahezu nötig ist, während sich bei anderen geotropischen Krümmungen in der Regel ein großer Energieüberschuß zeigt, der auch noch bei erheblicher Mehrbelastung des Gipfels die Aufrichtung erlaubt. Doch wir können hier nicht in Details eintreten, es genügt uns zu wissen, daß die bei der Krümmung geleistete Arbeit in gar keinem Verhältnis steht zu der Energie, welche die Schwerkraft liefert. Die Energie für die Bewegung stellt eben die Pflanze selbst in ihren wachsenden Teilen, die Schwerkraft wirkt nur auslösend.

Wenn die Schwerkraft nur durch das Gewicht der bewegten Teile wirkte, so ließe sich ihr Erfolg, die Art und Größe der Krümmung, nach mechanischen Prinzipien bestimmen. Wirkt sie aber als Reiz, so haben wir erst experimentell festzustellen, inwieweit die Krümmung von der Dauer, der Intensität und der Richtung der Kraft abhängt. Auch bei schnell reagierenden Objekten vergeht doch immer geraume Zeit, etwa 40—80 Minuten, bis das horizontal gelegte Organ eine eben sichtbare Krümmung aufweist, und diese „Reaktionszeit" bemißt sich bei anderen Objekten (z. B. Grasknoten) auf viele Stunden. Es ist aber gar nicht nötig, die Pflanzen bis zum Eintritt einer Reaktion zu reizen, es genügt auch eine kürzere Zeit. Werden die Objekte nach Ablauf dieser Frist vertikal gestellt oder rotieren sie — was noch besser ist — auf dem Klinostaten, so erfolgt doch später die geotropische Krümmung. Wir sehen also eine „Nachwirkung" der geotropischen Reizung nicht nur eintreten, wenn das Organ während der Krümmung allmählich in seine Ruhelage einrückt (S. 515), sondern auch dann, wenn die Reizung, lange bevor ein äußerlich sichtbarer Erfolg eingetreten war, wieder aufgehoben wird. Das Minimum von Zeit, während welcher geotropische Reizung stattfinden muß, wenn eine Krümmung durch Nachwirkung erfolgen soll, nennt man die „Präsentationszeit" des geotropischen Reizes. Sie ist bei Blütensprossen von Capsella zu 2 Minuten, bei Blütensprossen von Sisymbrium, Plantago und bei Hypokotylen von Helianthus zu 3 Minuten, bei anderen Objekten (Keimsprossen von Phaseolus, Vicia, Cucurbita, Gräsern) zu 4—12 Minuten gefunden worden; selten beträgt sie (Lupinus albus, Hypokotyl) 20—25 Minuten, (Bach 1907). Für den Zeitpunkt des Eintretens der Reaktion (Reaktionszeit) ist es ganz gleich, ob andauernd oder nur bis zum Betrage der Präsentationszeit gereizt wurde; durch die Einwirkung des geotropischen Reizes während der Dauer der Präsentationszeit wird also schon das Minimum der Reaktionszeit erreicht (Bach 1907).

Man wird vermuten dürfen, daß auch eine noch kürzere Reizung, eine Reizung *unter* der Präsentationszeit, nicht spurlos an der Pflanze vorübergeht, wenn sie auch nicht zu einer sichtbaren Krümmung führt. Tatsächlich liegen denn auch Erfahrungen vor, welche diese Vermutung bestätigen: die Erfahrungen über intermittierende Reize. Eine intermittierende Reizung kann man zunächst einmal in ganz primitiver Weise erreichen, wenn man das Objekt horizontal legt, dann wieder aufrecht stellt und so in beliebigen Intervallen fortfährt. Man kann aber auch den Klinostaten zu diesem Zweck verwenden. Zuerst hat Darwin (1892), später Fitting (1905) einen solchen intermittierenden Klinostaten angegeben. Der Fitting'sche erlaubt es, beliebige Abwechslung in der Dauer der Reizzeit und der Ruhezeit zu erzielen, er erlaubt auch, das Objekt nicht nur abwechselnd in die

vertikale und in die horizontale Lage zu bringen, sondern zwei ganz beliebige Lagen zu kombinieren, was später (S. 522) für uns von Interesse sein wird. Im wesentlichen das gleiche Ziel kann man aber auch mit dem gewöhnlichen Klinostaten erreichen, wenn man die Pflanze so an ihm anbringt, daß ihre Achse mit der Klinostatenachse einen Winkel von 45° bildet, und daß die Klinostatenachse selbst um 45° aus der Horizontalen abgelenkt ist. Dann beschreibt die Pflanze bei der Rotation des Klinostaten einen Kegelmantel und nimmt in zwei opponierten Stellungen eine horizontale und eine vertikale Lage ein. Läßt man nun den Klinostaten so rasch gehen als das möglich ist, ohne daß Störungen durch zentrifugale Wirkungen eintreten, so erfolgt doch immer noch eine geotropische Krümmung. FITTING fand eine solche z. B. noch bei e i n e r Umdrehung pro Sekunde; in diesem Fall dauerte also die Einzelreizung durch die Schwerkraft nur einen Bruchteil einer Sekunde. Ob es schließlich möglich ist, die Schwere eine so kurze Zeit hindurch auf die Pflanze wirken zu lassen, daß gar kein Eindruck mehr entsteht, d. h., daß durch Summierung der Einzelreize keine Bewegung mehr erzielt wird, bleibt unentschieden.

Wenn Reizwirkungen durch S u m m i e r u n g schließlich zu einer Krümmung führen, die der Einzelreiz niemals bewirkt, so kann man das nur unter der Annahme verstehen, daß der Einzelreiz eben auch eine gewisse Veränderung in der Pflanze herbeiführt, die eine Zeit lang nachklingt und dann von dem folgenden Einzelreiz weiter gesteigert wird. In dieser Auffassung wird man bestärkt durch andere Erfahrungen FITTINGs bei intermittierender Reizung. Ist zunächst die Dauer der abwechselnden Reizung und Ruhe gleich groß, so muß zur Erzielung einer Krümmung so lange gereizt werden, bis die Summe der Einzelreize gleich der Präsentationszeit ist. Verlängert man nun die Ruhezeiten bis zum 5-fachen der Reizzeiten, so gilt noch dasselbe, und es tritt immer noch die Reaktion zur gleichen Zeit ein, wie bei kontinuierlicher Reizung. Dabei ist die absolute Dauer des Einzelreizes ohne Bedeutung. Man kann aber die Ruhepausen zwischen den Einzelreizen nicht beliebig verlängern, denn die Einzelreize klingen allmählich ab. Dies ist der Fall, wenn die Pause ungefähr 12mal so lange währt als die Reizwirkung. Schon vorher aber macht sich die Einwirkung längerer Ruhepausen in der Steigerung der Präsentationszeit geltend; sie beträgt z. B. 12—15 Minuten (gegen 6—7 Minuten normal) bei Reiz : Ruhe = 1 : 11. Daß in solchen Fällen langer Ruhepausen auch der Eintritt der Krümmung verzögert, die Reaktionszeit verlängert werden muß, ist selbstverständlich. — Die „Veränderung“, die in der Pflanze durch den Einzelreiz bewirkt wird, nennt man die „E r r e g u n g“. Sie muß eine gewisse Höhe erreicht haben, ehe sie zu der sichtbaren Reaktion führt. Worin die Erregung aber besteht, wissen wir nicht.

Neben der Einwirkungs d a u e r der Schwerkraft auf die Pflanze haben wir auch ihre I n t e n s i t ä t zu beachten. Die auf der Erde uns zur Verfügung stehenden Differenzen in der Größe der Schwerkraft sind freilich so gering, daß wir mit ihnen nicht experimentieren könnten, auch wenn sie dem einzelnen Beobachter bequemer zugänglich wären, als das tatsächlich zutrifft. Die Entdeckung KNIGHTs bringt uns aber aus aller Verlegenheit, denn die Z e n t r i f u g a l k r a f t können wir uns ja in jeder beliebigen Intensität herstellen, und so können wir die Abhängigkeit der Reaktionszeit und der

Präsentationszeit von der Größe dieser Kraft studieren. — Zentrifugalkräfte, die kleiner sind als die Schwerkraft, verlängern die Reaktionszeit. Wenn bei Vicia Faba die Reaktionszeit bei Einwirkung von 1 g 1,5 Stunden beträgt, so steigt sie bei 0,014 g auf 4,5 Stunden (Bach 1907). Damit sind wir aber noch lange nicht an der unteren Grenze der Zentrifugalkräfte, die einen geotropischen Effekt haben, angelangt. Czapek (1895) sah noch bei 0,0005 g geotropische Krümmungen nach 8 Stunden eintreten. Bei Steigerung der Zentrifugalkraft von 1 auf über 100 fand Bach im Gegensatz zu Czapek keine Abkürzung der Reaktionszeit. Dagegen konstatierte Bach, daß die Abhängigkeit der Präsentationszeit von der Intensität des Reizes eine ganz andere ist, als die der Reaktionszeit. Das zeigt die folgende Tabelle:

Zentrifugalkraft in g	27	19	10	6	3	2	1	0,7	0,6	0,4	0,15
Präsentationszeit in Minuten	0,25	0,5	1	2	3	4	8	10	25	30	50

Man kann also vor allen Dingen die Präsentationszeit durch Verwendung höherer Zentrifugalkräfte ganz beträchtlich abkürzen; zweifellos im Prinzip noch viel mehr als aus der Tabelle zu ersehen ist. Aus praktischen Gründen kann man aber hohe Schleuderkräfte nicht plötzlich einsetzen und bloß einige Sekunden wirken lassen; sonst würde man gewiß finden, daß Reize von Sekundendauer schon zur Ausführung einer geotropischen Bewegung genügen. Es besteht demnach kein Zweifel darüber, daß eine stärkere Reizkraft auch eine stärkere Erregung bedingt; warum aber eine stärkere Erregung nicht zu einer Abkürzung der Reaktionszeit führt, das wollen wir nicht untersuchen (vgl. Fitting 1905).

Nicht nur die Dauer und die Intensität, sondern auch die Richtung, in der die Schwerkraft angreift, können wir variieren. Wenn ein Sproß so aufgestellt ist, daß er in der Lotlinie nach oben wächst, wenn also seine Wachstumsrichtung der Schwerkraftrichtung entgegengesetzt ist, dann findet keine Reaktion statt, genauer gesagt, es findet keine geotropische Krümmung statt. Wenn wir aber dem Sproß eine Neigung zur Lotlinie geben, so daß die Schwerkraftrichtung einen Winkel mit der Achse bildet, so erfolgt eine Krümmung, indem die nach unten gewendete Seite im Wachstum gefördert wird, die nach oben schauende aber eine Hemmung erfährt. Rein mechanisch wird nun die Wirkung der Schwerkraft zunehmen, je mehr wir den Stengel der Horizontallage nähern. In dieser hätten wir die maximale Wirkung, und wenn wir fortfahren, zu drehen, so müßte die Wirkung wieder abnehmen und schließlich bei der invers senkrecht stehenden Pflanze wieder auf Null gesunken sein. Neuere Untersuchungen (Fitting 1905) haben in der Tat zu diesem Resultat geführt. Am anschaulichsten läßt sich dieses beweisen, wenn man zwei opponierte Flanken einer Pflanze intermittierend reizt; es zeigt sich, daß jedesmal, wenn die beiden Reizlagen gleiche Ablenkung von der Horizontalen aufweisen, die Krümmung ausbleibt, daß aber bei ungleichem Winkel mit der Horizontalen eine Reaktion eintritt; und zwar wird diejenige Krümmung ausgeführt, die bei der der Horizontalen am nächsten liegenden Stellung der Pflanze angestrebt wird, und die Gegenkrümmung der opponierten Lage wird überwunden. Auch kann man leicht zeigen, daß für Wurzel und Sproß außer der normalen auch die inverse Lage eine Ruhelage ist; freilich krümmen sich invers gestellte Wurzeln in

kurzer Zeit abwärts, inverse Sprosse aufwärts. Aber diese Reaktionen sind erst die Folge kleiner, auf inneren Ursachen beruhender Krümmungen, durch welche ein Heraustreten aus der Ruhelage bedingt ist. Werden invers gestellte Pflanzen an der Ausführung solcher „autonomer“ Krümmungen mechanisch verhindert, so tritt niemals eine geotropische Krümmung als Nachwirkung auf dem Klinostaten hervor. Immerhin ist ein bedeutender Unterschied zwischen den beiden Ruhelagen zu konstatieren; die Normalstellung ist nämlich eine stabile, die Inversstellung eine labile Ruhelage. Ein Organ, das aus der Inversstellung etwas abgelenkt ist, kehrt nicht wieder in diese, sondern in die Normallage zurück. Allein wir haben es in der Hand, die stabile in die labile Ruhelage überzuführen und umgekehrt; wir brauchen zu dem Zweck nur den Punkt zu ändern, an dem der Pflanzenteil befestigt ist (FRANK 1868, NOLL 1892). Operieren



Fig. 146. Zwei abgeschnittene Sprosse von Physostegia, der eine (rechts) mit der Basis, der andere (links) mit der Spitze in feuchtem Sand in Horizontallage fixiert. Geotropische Krümmung im feuchten Raum. Schwach verkleinert.

wir mit abgeschnittenen Zweigen, und fixieren wir sie z. B. in horizontaler Lage an der Spitze, so tritt dieselbe Reaktion ein wie am normalen basal fixierten Zweig, d. h. die nach unten schauende Seite erfährt die Wachstumsförderung; der äußere Erfolg ist aber ein ganz anderer, die Basis krümmt sich nach oben und hat nun in inverser Stellung ihre stabile Ruhelage (Fig. 146).

Wenn auf dem Klinostaten bei schräg stehender Achse eine geotropische Reizbewegung erfolgt, so wird man daraus den Schluß ziehen müssen, daß auch bei genau horizontaler Achse eine Perzeption des Reizes stattfindet, daß diese aber, weil allseitig gleich, nicht zu einer Krümmung führen kann. Der Klinostat verhindert also nicht die Reizung, sondern nur die sichtbare Reaktion. Das konnte man früher, ehe FITTINGS Studien erschienen waren, nur aus dem Verhalten der Grasknoten entnehmen. Diese werden ja durch Horizontallegen nicht nur zu einer Krümmung, sondern auch zu erneutem

Wachstum veranlaßt; bringt man sie nun auf den Klinostaten, so fangen sie auch da an zu wachsen (ELFVING 1884), aber dieses Wachstum erfolgt naturgemäß allseits gleich.

Aus dem bisher Mitgeteilten läßt sich schon mit größter Sicherheit entnehmen, daß zwischen der Einwirkung der Schwerkraft einerseits und der geotropischen Krümmung andrerseits eine ganze Reihe von Prozessen liegt, in deren Wesen wir eine freilich noch sehr beschränkte Einsicht haben. Es ist selbstverständlich, daß zunächst die Schwere eine rein physikalische Wirkung in der Pflanze haben muß. Die Schwere muß durch das Gewicht, das sie einem Teil der Pflanze oder der Zelle verleiht, einen Druck ausüben — wir kommen auf diesen Punkt alsbald zurück (S. 526). Die Folge dieses Druckes ist eine uns unbekannte Veränderung im Protoplasma, vermutlich eine Kompression. Wenn auch bisher nicht nachgewiesen wurde, daß diese Veränderung von einer bestimmten Einwirkungsdauer der Schwere abhängt, so müssen wir das doch vermuten; wir müssen annehmen, daß die Schwerkraft eine gewisse Zeit braucht, um diese Veränderung in der Pflanze zu bewirken. Auf diese erste, rein physikalische Wirkung der Schwere folgt dann — genügende Intensität und Dauer ihrer Einwirkung vorausgesetzt — der physiologische Prozeß, den man die „Erregung" nennt. Ist diese Erregung eingetreten, so sagt man. die Pflanze habe den Schwerereiz „perzipiert". Während aber der physikalische Vorgang nach dem Aufhören seiner Ursache ebenso rasch zurückgehen dürfte, wie er entstanden ist, dauert die Erregung länger an; sie klingt nach, eventuell bis zur 12-fachen Zeitdauer der Reizung, Lassen wir nun nach einer Ruhepause, ehe die Erregung ganz ausgeklungen ist, einen zweiten Reiz von derselben Dauer und Intensität, die der erste hatte, einwirken, so wird er wieder zu der gleichen physikalischen Veränderung führen, aber die ihm folgende Erregung kann sich zu der noch bestehenden Erregung addieren. So tritt allmählich durch fortgesetzte Summierung diejenige Erregungsgröße ein, auf welche die Reizbewegung erfolgt; die Erregung hat jetzt den „Schwellenwert" für die Reaktion überschritten.

Daß Erregung und Reaktion zwei ganz verschiedenartige Vorgänge sind, kann man nicht nur daraus entnehmen, daß es Erregungen ohne Reaktion gibt, sondern auch daraus, daß beide in total verschiedener Weise von äußeren Umständen abhängen. Die Erregung erfolgt vielfach noch unter Bedingungen, die das Wachstum, also die geotropische Bewegung, nicht mehr erlauben. So kann z. B. bei 2° C nach genügend langer Einwirkung der Schwere ein geotropischer Reiz aufgenommen werden, die Bewegung kann induziert werden: ausgeführt aber wird sie erst, wenn die Pflanze in höhere Temperatur verbracht ist. Ebenso erfolgt auch Perzeption des Schwerereizes im sauerstofffreien Raum, aber zur Ausführung der Bewegung bedarf die Pflanze des Sauerstoffes.

Vorgänge, die sich zwischen Erregung und Reaktion einschieben, sind uns im allgemeinen nicht bekannt. In gewissen Fällen aber überzeugen wir uns mit besonderer Leichtigkeit von ihrer Existenz, nämlich dann, wenn die Reaktion an einem anderen Orte zustande kommt als die Perzeption bezw. die Erregung. Dann muß ja offenbar ein Prozeß der Leitung zwischen den beiden Orten stattfinden. Solche Leitung — man spricht gewöhnlich von Reizleitung, richtiger wäre wohl Leitung der Erregung — ist bei heliotropischen Vorgängen ganz

sichergestellt (Vorl. 35), bei geotropischen ist sie nur wahrscheinlich gemacht. Es war CH. DARWIN (1881), der aus Versuchen, die schon in gleicher Weise von CISIELSKI ausgeführt waren, schloß, daß die Perzeption des Schwerereizes bei der Wurzel im Vegetationspunkt erfolge, in einer Entfernung von einigen Millimetern von der Stelle, an der die Krümmung eintritt. Wird die äußerste Wurzelspitze in einer Länge von 0,5—1 mm abgeschnitten, so zeigt eine solche Wurzel, wenn sie horizontal gelegt wird, keine geotropische Krümmung, obwohl sie wächst. Wird aber die Wurzel zuerst horizontal gelegt und dann, ehe eine Krümmung eingetreten ist, dekapitiert, so findet die geotropische Reaktion in ganz normaler Weise statt.

Die Deutung dieses Versuches durch DARWIN hat zu einer umfangreichen Diskussion geführt (vgl. ROTHERT 1894). Als Resultat ergab sich, daß der Beweis für die Spitzenperzeption nicht erbracht ist, da die Verwundung als solche einen schädlichen Einfluß auf die Reaktionsfähigkeit der Pflanze ausübt. Deshalb versuchte dann CZAPEK (1895), die Frage durch eine neue Versuchsanstellung, in der Verwundung ausgeschlossen war, zu lösen. Er ließ die Wurzelspitze auf dem Klinostaten in kurze, rechtwinklig gebogene, an einem Ende verschlossene Kapillaren einwachsen (Fig. 147) und konnte es so erreichen, daß etwa ein 1 mm langes Ende der Wurzel mit dem Uebrigen einen rechten Winkel bildete. Wurde nun diese abgelenkte Spitze horizontal gelegt (Fig. 147 *a*), während die Wachstumszone in der Ruhelage sich befand, so trat eine geotropische Krümmung ein (Fig. 147 *b*). Eine solche unterblieb jedoch, wenn die Spitze in Ruhelage und die Wachstumszone in Reizlage sich befand. Von WACHTEL (1899) und RICHTER (1902) wurde aber gezeigt, daß die durch den Versuch bedingte Zwangskrümmung nicht ohne Einfluß auf die Wurzel ist, daß sie zu Krümmungen führt, die CZAPEK geotropische Krümmungen vorgetäuscht haben dürften. Obwohl CZAPEK nochmals für seine Versuchsanstellung eingetreten ist (1900), kann dieser, zumal nach den neuesten Studien von CHOLODNYI (1906), kaum strenge Beweiskraft zuerkannt werden. — Mit einer anderen Methode, die hier nicht geschildert werden kann, die sich aber im Prinzip an die alsbald bei den Graskeimlingen zu besprechende anschließt, hat dann FR. DARWIN (1902) die Spitzenperzeption bei der Wurzel nachzuweisen gesucht. Auch diese Methode ist nicht einwandfrei, und so kann man heute nur sagen, daß die Spitzenperzeption im besten Fall durch alle diese Bemühungen wahrscheinlich gemacht worden sei. Daß sie nicht bewiesen ist, geht auch daraus hervor, daß von anderer Seite (PICCARD 1904) mehrere Methoden angegeben worden sind, die eine Perzeption in der Krümmungszone beweisen sollen. Da auch diese Methoden der Nachuntersuchung bedürfen, können wir nicht auf sie eingehen.



Fig. 147. CZAPEKS Wurzelspitzenversuch. Nach PFEFFER, Physiol.

Die Forscher, die eine Spitzenperzeption bei der Wurzel annehmen, sind sich übrigens keineswegs darüber einig, wie weit diese perzeptionsfähige Zone reicht. Aus später verständlich werdenden Gründen ist diese Frage von hohem Interesse. Wir erwähnen je

nur, daß nach NĚMEC (1901) die Perzeptionsfähigkeit auf die Wurzelhaube beschränkt sein soll, während CZAPEK (1906) ihr eine Ausdehnung von fast 2 mm gibt.

Neben der Wurzel ist im Sproß des Keimlings einiger Gräser, besonders gewisser Paniceen, ein Organ gefunden worden, dem man geotropische Spitzenperzeption zugeschrieben hat. Wir bemerken im voraus, daß an der Perzeption des heliotropischen Reizes in diesem Organ gar nicht gezweifelt werden kann (Vorl. 35). Was aber die Perzeption des geotropischen Reizes betrifft, so machen die Versuche von DARWIN (1899; vgl. auch MASSART 1902) die Spitzenperzeption doch nur wahrscheinlich (vgl. MIEHE 1902), und sie schließen nicht aus, daß auch die Bewegungszone geotropische Reize perzipiert. Wenn man nach DARWIN Paniceenkeimlinge mit der Spitze in horizontaler Lage fixiert, so erfolgt eine Krümmung in der Wachstumszone. Diese kommt aber nicht zum Stillstand, wenn die Basis in die Vertikallage eingerückt ist, sondern sie dauert fort, solange noch Wachstumsfähigkeit besteht. So wird schließlich die Basis schraubenförmige Windungen zeigen wie sie Fig. 148 darstellt.

Blicken wir zurück, so müssen wir uns sagen, daß im letzteren Fall und auch bei der Wurzel, die Spitzenperzeption immerhin als recht wahrscheinlich bezeichnet werden kann. Bei der Mehrzahl der Stengel besteht sie aber sicher überhaupt nicht, denn vielfach können beliebige spitzenlose Stengelstücke normale geotropische Krümmungen ausführen. Von großem Interesse für die ganze Frage nach der Spitzenperzeption sind endlich noch gewisse, von MIEHE (1902) studierte Sprosse, bei denen eine sehr deutliche Abhängigkeit der geotropischen Reizbarkeit von der Spitze besteht, obwohl zweifellos nicht in dieser die Geoperzeption erfolgt. Die Spitze hat hier nur insofern Bedeutung, als sie die Reizbarkeit des ganzen Organs bedingt.

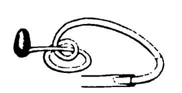


Fig. 148. Keimling von Sorghum, mit der Spitze in Horizontallage befestigt. Nach Fr. DARWIN (1899).

Wir wenden uns jetzt der weiteren Frage zu, welches wohl die primäre Wirkung der Schwerkraft ist und wie diese zur Perzeption führt. Der KNIGHTsche Versuch läßt keinen Zweifel darüber, daß die Schwerkraft nur durch die Massenbeschleunigung, die sie allen Körpern erteilt, also nur durch ein Gewicht auf die Pflanze einwirkt. Aber es ist freilich, wie wir gesehen haben, nicht etwa das Gewicht des die Krümmungszone überragenden Teiles der Pflanze, denn dieses können wir unwirksam machen, ohne die Bewegungen zu verhindern. Es muß sich also um eine Gewichtswirkung im Innern der Pflanze, ja sogar im Innern jeder einzelnen Zelle handeln. Da aber nicht selten die Hauptmasse des Protoplasmas in strömender Bewegung ist, so kann nur die ruhende Hautschicht, wie NOLL (1888, S. 532) dargelegt hat, den Schwerereiz aufnehmen. Sie muß einen an verschiedenen Seiten der Zelle ungleichen Druck perzipieren. Nehmen wir nun an, die ganze Innenmasse der Zelle, also die Vakuole und das strömende Plasma, verursachten die Gewichtswirkung, so müßte auch bei vertikaler Stellung der Zelle ein Seitendruck auf die Hautschicht ausgeübt werden; zwei gegenüberliegende Wandteile hätten dann aber den gleichen Druck auszuhalten. Neigen wir nun die Zelle etwas aus der Lotlinie heraus, so wird sofort auf einer beliebigen Stelle der Unterseite ein größerer Druck herrschen als auf der gegenüber-

liegenden Stelle der Oberseite. Allein wenn man bedenkt, daß durch den osmotischen Zellinhalt stets ein erheblicher Druck auf das Wandplasma ausgeübt wird, so kann man kaum annehmen, daß die geringe Druckveränderung beim Neigen der Zelle von der Pflanze empfunden wird. Macht man mit Noll (1902) die sehr bescheidene Annahme, der Turgordruck betrage nur 3 Atmosphären, so lastet dadurch auf der Hautschicht der Zelle in jeder Lage der Druck einer Wassersäule von 30 m; nehmen wir den Durchmesser der Zelle zu 0,1 mm, so würde bei Horizontallage die Unterseite ein Plus von 0,1 mm Wasserhöhe mehr zu tragen haben, als die Oberseite; die Pflanze müßte also die Zunahme des Druckes von 30000,0 auf 30000,1 mm wahrnehmen können, und bei schwacher Neigung der Zelle oder bei höherem Turgor müßte eine noch geringere Druckdifferenz zur Perzeption führen.

Sehen wir aber von dieser Möglichkeit ab, so sind in neuerer Zeit zwei Hypothesen über die Perzeption der Schwere aufgestellt worden. Noll (1900) denkt sich hypothetisch in der sensiblen Hautschicht besondere Sinnesapparate ausgebildet, die analog den bei Krebsen vorkommenden, zur Wahrnehmung der Schwerkraftrichtung dienenden Statocysten konstruiert sein könnten, aber jenseits der Sichtbarkeit lägen. Sie müßten eine etwa kuglige, safterfüllte Schale von empfindlichem Plasma haben und in der Flüssigkeit einen spezifisch schwereren, kleinen Körper enthalten. Dieser dem Statolithen der Krebse entsprechende Körper, den wir ebenfalls „Statolith" nennen wollen, müßte je nach der Lage des Pflanzenteils im Raum auf eine bestimmte Stelle des sensiblen Plasmas einen Druck ausüben, und dieser Druck würde zur Perzeption in der Pflanze führen. Für die weiteren Erörterungen wollen wir uns an ein einzelnes Beispiel, einen horizontal gelegten Phycomyces-Sporangienträger, halten. In den erdwärts gerichteten Statocysten würde der Druck auf die Außenseite der sensiblen Plasmaschicht wirken, und als Reaktion käme eine Wachstumsbeschleunigung zustande, in den zenithwärts schauenden Statocysten aber würden die Innenseiten vom Statolithen berührt, und die Folge wäre eine Wachstumshemmung. Berührt aber der Statolith die Grenzen zwischen den eine Hemmung oder Förderung des Wachstums bewirkenden Feldern, also zwischen der äußeren und der inneren Halbkugel, so tritt gar keine Perzeption, oder wenigstens keine Reaktion ein. Bei Horizontallage z. B. träfe das für die Seitenflanken zu, bei Vertikallage aber kämen sämtliche Statocysten an solche reaktionslose Stellen oben oder unten in der Cyste zu liegen; im ersteren Fall würden also nur die Statocysten der Flanken, im letzteren Fall sämtliche Statocysten unbeeinflußt bleiben. Die Uebertragung dieser Hypothese auf eine positiv geotropische Zelle macht keinerlei Schwierigkeiten, braucht also hier nicht ausgeführt zu werden. Dagegen ist auf einige Bedenken, die der Nollschen Auffassung entgegenstehen, kurz hinzuweisen.

Gegen die Annahme bestimmter Verhältnisse, die jenseits der Sichtbarkeit liegen, sträuben wir uns mit Recht so lange, bis uns die betreffende Hypothese so vielseitige Vorzüge auf größeren Gebieten liefert, daß wir sie nicht mehr missen möchten. Als Beispiel sei auf die atomistische Hypothese hingewiesen. Damit aber können wir die Nollsche Annahme in keiner Weise vergleichen, weil sie nur die Verhältnisse beim Geotropismus zu erklären vermag und durch Erfahrungen

auf anderen Gebieten keine Stütze erhält. Aber davon abgesehen, macht sich eine gewisse Schwierigkeit bemerkbar, wenn wir sie von der Einzelzelle auf einen vielzelligen Organismus übertragen wollen. Da dieser nicht nur im intakten Zustand, sondern auch nach Zerlegung in Längsteile geotropische Bewegungen ausführt, so müssen wir uns jede einzelne Zelle in ihm mit Statocysten ausgerüstet denken. Dann würde also auch in jeder einzelnen Zelle, zum mindesten aber in sämtlichen Zellen einer mittleren vertikalen Lamelle des horizontal liegenden Stengels, jeweils Wachstumsförderung auf der Unterseite, Hemmung auf der Oberseite angestrebt werden; in Wirklichkeit zeigen aber die der Unterkante genäherten Zellen auf beiden Seiten Förderung, die an der Oberkante liegenden auf beiden Seiten Hemmung im Längenwachstum, und eine mittlere Zone bleibt ganz unberührt. Es besteht somit nicht die enge Beziehung zwischen Perzeption und Reaktion, wie sie NOLL annimmt. Die Reaktion wird durch das Zusammenwirken aller Zellen reguliert, es spielen also Korrelationen bei ihr eine Rolle, deren Erklärung in der Hypothese fehlt. Es liegt aber überhaupt eine gewisse Einseitigkeit der Hypothese in der engen Verkettung von Perzeption und Reaktion. Auch wissen wir tatsächlich gar nicht genügend Bescheid über die geotropische Reaktion. NOLL scheint anzunehmen, daß die Zellen der Konkavseite bei der Reaktion ebenso aktiv seien, wie die der Konvexseite; ihre Wachstumsretardation kann aber auch eine passive und einfach durch die Wachstumsbeschleunigung der Konvexseite bedingte sein (vgl. S. 518). Ganz besondere Schwierigkeiten erwachsen endlich für die NOLLschen Vorstellungen (vgl. PFEFFER 1893a) dann, wenn wirklich die Perzeption an anderer Stelle sich vollzieht wie die Bewegung. CZAPEK (1898) hat nämlich gezeigt, daß man große Teile der Wurzelspitze entfernen kann, ohne die Perzeption zu stören. Sie erfolgt z. B. noch in normaler Weise, wenn nur die eine Längshälfte der Spitze erhalten ist, und es ist dann ganz gleichgültig, wie diese im Raum orientiert ist. Demnach ist es ganz ausgeschlossen, daß etwa die Perzeption des nach unten schauenden Teiles einer horizontal gelegten Wurzelspitze eine andere sei als die der Oberseite, und daß sie nur nach der Unterseite der Bewegungszone geleitet wird; vielmehr muß man in allen Spitzenzellen die gleiche Perzeption annehmen, und doch reagieren die Zellen der Bewegungszone ganz verschieden.

Eine andere Statocystenhypothese ist von HABERLANDT (1900) und NĚMEC (1900) gleichzeitig entwickelt worden. Das sensible Plasma liefert ihnen die Hautschicht einer ganzen Zelle, die Statolithen spezifisch schwerere (eventuell auch leichtere) Körper, wie Kristalle und vor allen Dingen die Stärkekörner. Stärkekörner, die dem Einfluß der Schwere schnell folgen und dementsprechend bei aufrechter Stellung der Pflanze auf ein andere Stelle der Hautschicht drücken, als bei schiefer oder horizontaler Lage, finden sich in der Tat in vielen Pflanzen. sie sind z. B. in den Stengeln regelmäßig in der Stärkescheide, in den Wurzeln in einer zentralen Zellgruppe der Haube vorhanden: Fig. 149 zeigt sie in der Spitze des Gramineenkotyledons. Die Zellen mit solcher beweglicher Stärke werden nun von den genannten Autoren für die Perzeptionsorgane des Schwe[illegible] reizes angesprochen. Die Hypothese hat vor allen Dingen großen Vorzug, daß sie sich auf einem dem Mikroskop zugän[illegible]

Gebiet bewegt; sie hat auch schon eine Fülle höchst interessanter Beobachtungen veranlaßt, so daß ihr ganz zweifellos ein großer heuristischer Wert zugesprochen werden muß. Eine einheitliche Beurteilung hat sie aber bisher nicht gefunden. Die Forscher, die mehr anatomischen Studien zugeneigt sind, haben sie mit Begeisterung aufgenommen und haben in den Fällen, wo sich Schwierigkeiten ergaben, diese durch neue Hilfshypothesen hinwegzuräumen gesucht. Sie machen besonders darauf aufmerksam, daß solche bewegliche Stärkekörner keiner höheren Pflanze fehlen, daß sie in der Wurzelhaube und in der Stärkescheide sogar solcher Pflanzen sich finden, die sonst nirgends in ihren Geweben Stärke ausbilden. Umgekehrt finden sie in nicht geotropisch reagierenden Organen keine Stärke, oder keine bewegliche Stärke. Aber freilich, es gibt auch geotropische Organe ohne Stärke (so gewisse Pilze, Wurzelhaare) oder ohne beweglich e Stärke (Caulerpa). In diesen Fällen müssen dann andere, bekannte oder hypothetische Körper als Statolithen in Anspruch genommen werden — oder aber man schreibt der unbeweglichen Stärke Statolithenfunktion zu. In der Tat muß ja jedes Stärkekorn, das in sensibles Plasma eingelagert ist, auch ohne Verlagerung zu einem Perzeptionsprozeß führen können. Es ist nun Glaubenssache, wenn man solche Apparate als reduzierte oder rudimentäre betrachtet und den Statocysten mit beweglicher Stärke eine größere Funktionstüchtigkeit vindiziert.



Fig. 149. Kotyledonarspitze von Panicum miliaceum. Nach NĚMEC (1901).

Stellt man sich mehr auf den physiologischen Boden, so wird man die Hypothese skeptischer betrachten. Zunächst ist hervorzuheben, daß sie in ihrer ursprünglichen Form (NĚMEC, HABERLANDT 1900) zweifellos durch physiologische Experimente widerlegt ist. Denn es konnte sowohl durch Rotationsversuche wie auch namentlich durch intermittierende Reizung gezeigt werden, daß eine geotropische Krümmung auch dann zustande kommt, wenn eine einseitige Ansammlung der Stärkekörner nicht stattgefunden hat. Da aber späterhin eine solche Ansammlung von HABERLANDT nicht mehr für notwendig erachtet wurde, und der Hauptwert auf den einseitigen Druck der Stärkekörner gelegt wurde, so hat sich damit die Theorie in eine Position begeben, in der sie experimentell nicht mehr angreifbar ist. Wir halten das keineswegs für einen Vorzug, denn sie ist damit auch unbeweisbar geworden. Freilich ist zu zeigen versucht worden, daß der einseitige Druck von Stärkekörnern ausgehen müsse, nicht von beliebigen anderen Inhaltsbestandteilen der Zelle. Aber die Methoden, die zur Entfernung der Stärkekörner dienten (z. B. hohe Temperatur, niedrige Temperatur) sind doch alle dem Verdacht ausgesetzt, daß sie auch die Reizbarkeit des Plasmas beeinflussen.

Mit diesen ganz summarischen Bemerkungen über eine Flut von Literatur[1]), die sich an die Hypothese von HABERLANDT und NĚMEC

Wir nennen davon: BACH (1907), CZAPEK (1906), DARWIN (1903, 1904 a, 1904 b), FITTING (1905, 1907), GIUS (1905), HABERLANDT (1902, 1903, 1905, 1906 a, b), JOST (1902) [illegible] (1907), NĚMEC (1902, 1904, 1905), NOLL (1902, 1905), SAMUELS 19[illegible] TISCHLER (1905), ZACHARIAS (1905).

angeschlossen hat, müssen wir uns begnügen. Wollten wir das Für und Wider einer ausführlichen Besprechung unterziehen, so müßten wir dem Gegenstand eine ganze Vorlesung widmen.

Die Verlagerung der Stärkekörner ist nicht die einzige Veränderung, die in geotropischen Organen zur Beobachtung gekommen ist. So hat Němec (1901) gezeigt, daß im Protoplasma geotropisch gereizter Zellen eigenartige Umlagerungen stattfinden. Es handelt sich dabei wohl kaum um eine direkt von der Schwerkraft verursachte Erscheinung. Wahrscheinlich ist die Verlagerung der Stärkekörner die Ursache der Veränderungen im Protoplasma. — Neben histologischen haben auch chemische Studien auf diesem Gebiete einen gewissen Erfolg zu verzeichnen. Zuerst hat G. Kraus (1880, 1884) gezeigt, daß im horizontal gelegten Sproß der Zuckergehalt der Unterseite zunächst zunimmt, während der Säuregehalt abnimmt. Später aber nimmt Zucker und Säure ab. Da beide Erscheinungen im sauerstofffreien Raum unterbleiben, so können sie vielleicht mit dem Krümmungsvorgang, nicht aber mit der Perzeption der Schwere zusammenhängen; denn diese kann ja auch ohne Sauerstoff erfolgen (S. 524). Neuerdings hat Czapek (1898, 1906) nachzuweisen versucht, daß in geotropisch gereizten Wurzelspitzen ein Phenolderivat sich anhäuft (dessen Identifizierung mit Homogentisinsäure jedenfalls nicht zutrifft, Schulze 1907). Die Anhäufung dieses Stoffes soll dadurch bewirkt werden, daß sein unter normalen Umständen stattfindender enzymatischer Abbau durch ein Antienzym gehemmt wird. Die Tatsache als solche ist wohl noch nicht ganz sicher festgestellt (vgl. Fitting 1907) und ihre Deutung macht noch größere Schwierigkeiten. Da die Vermehrung dieses Stoffes auch nach phototropischen und hydrotropischen Reizen eintritt, so ist klar, daß sie keine Beziehungen zur Perzeption des Schwerereizes haben kann. Mit der Krümmung hat sie aber auch nichts zu tun, denn sie erfolgt ja hauptsächlich in der gerade bleibenden Spitze.

Vorlesung 34.

Geotropismus II.

Wir haben bisher ausschließlich solche Pflanzenteile betrachtet, die, wie die Hauptwurzel oder der Hauptsproß, ihre Gleichgewichtslage in der Lotlinie haben, und die sich mit ihren wachsenden Teilen in diese wieder zurück krümmen, wenn sie in irgend eine andere Lage gebracht worden sind. Wir nennen solche Organe orthotrope (parallelotrope) und unterscheiden zwei Formen des Geotropismus an ihnen, den negativen und den positiven. Nun lehrt aber jeder auch flüchtige Blick auf die Pflanzenwelt, daß es eine Menge von Pflanzenteilen gibt, die ihre Ruhelage in einer anderen Stellung als der vertikalen finden, und diese nennen wir plagiotrop, einerlei ob sie schief nach oben, schief nach unten oder horizontal gerichtet sind. Es wäre möglich, daß ein orthotropes Organ, wenn außer der Schwerkraft noch eine

andere richtende Kraft auf es einwirkt, unter dem Einfluß der beiden Kräfte plagiotrop würde, etwa so, wie eine beliebige Masse bei dem gleichzeitigen Angriff von zwei Kräften, die in verschiedener Richtung wirken, sich nach einer dritten Richtung hin bewegt, die nach dem bekannten Satz vom „Parallelogramm der Kräfte" leicht aufgefunden werden kann. Eine derartige Plagiotropie kann uns erst später beschäftigen, und wir beschränken uns für heute auf Organe, die unter dem *alleinigen Einfluß der Schwerkraft plagiotrop* sind. Um gleich ein recht charakteristisches Beispiel vorzuführen, beginnen wir mit den horizontal wachsenden unterirdischen Rhizomen, die man in vorzüglicher Ausbildung z. B. bei Heleocharis palustris, vorfindet. Schon der Umstand, daß diese Rhizome in einer gewissen Tiefe unter der Oberfläche des Bodens sich befinden, zeigt, daß ein Faktor, der sehr häufig einen maßgebenden Einfluß auf Orientierungsbewegungen besitzt, das Licht (Vorl. 35) hier nicht in Betracht kommt. Da auch andere richtende Ursachen (Vorl. 36) ausgeschlossen sind, so bleibt nur die Schwerkraft übrig, und wir müssen vermuten, daß wir es in dem Horizontalwachsen mit einer besonderen Form des Geotropismus zu tun haben. Den Beweis für die Richtigkeit dieser Vermutung hat ELFVING (1880a) erbracht. Er verpflanzte solche unterirdische Sprosse von Heleocharis in ein mit lockerer Erde gefülltes Gefäß, dessen eine Wand aus einer Glasplatte bestand, und konnte so die Richtung des sehr ansehnlichen Neuzuwachses leicht beobachten. War das Rhizom in der natürlichen Lage eingepflanzt, so erfolgte der Zuwachs in der geradlinigen Verlängerung des alten Rhizoms, wurde aber die Spitze schräg nach oben oder nach unten gekehrt, so trat jedesmal eine Krümmung ein, durch welche der Zuwachs in scharfem Knie in die Horizontallage zurückgebracht wurde. Wenn dagegen beim Einpflanzen eine *Drehung* um die Achse vorgenommen wurde, etwa so, daß die bisherige eine *Flanke* oder die *Unterseite* nach *oben* kam, so erfolgte keinerlei Reaktion; ohne Krümmung oder Drehung setzte das Rhizom sein horizontales Wachstum fort. Man muß aus diesen Versuchen schließen, daß sich die Rhizome von Heleocharis nicht wie die orthotropen Organe *in* die Richtung, sondern *senkrecht* zur Richtung der Schwerkraft einstellen. Eine Differenz zwischen den einzelnen Seiten existiert aber nicht; das Rhizom ist also radiär. Für die Rhizome von Sparganium und Scirpus (ELFVING 1880a), ferner von Adoxa und Circaea (GOEBEL 1880), ist das gleiche Verhalten nachgewiesen, und es unterliegt keinem Zweifel, daß die Mehrzahl der im Boden horizontal wachsenden Sprosse sich ganz ebenso verhält (z. B. Paris, Anemone nemorosa etc.). Manche von ihnen sind nun die Hauptachsen der betreffenden Pflanze (z. B. Paris, Adoxa), andere gehen wenigstens späterhin aus Seitensprossen hervor; Seitenglieder der Pflanze zeigen aber sehr allgemein diese besondere Art von Geotropismus, den wir *Plagiogeotropismus* oder *Diageotropismus* nennen können.

Sehr deutlich tritt derselbe z. B. an den Seitenwurzeln erster Ordnung hervor, die mit der streng orthotropen, positiv geotropischen Hauptwurzel stets einen Winkel bilden. Freilich handelt es sich hier gewöhnlich nicht um einen rechten Winkel, sondern um einen spitzen, und derselbe hat auch keine ganz konstante Größe. Daß er aber durch die Richtung der Schwer[illegible] t wird, hat SACHS (1874) in einfacher Weise durch Ur[illegible] ze um 180° gezeigt;

schon nach kurzer Zeit sah er dann den Zuwachs in ungefähr dem gleichen Winkel zur Schwerkraftrichtung, aber in einem ganz anderen Winkel zur Hauptwurzelrichtung schräg abwärts gehen, und nach abermaliger Umkehrung trat wieder die ursprüngliche Wachstumsrichtung ein. Die Fig. 150 illustriert den SACHSschen Versuch; die dunkel gehaltenen Teile der Seitenwurzeln sind in der inversen Lage gebildet. — Auch die Seitenwurzeln sind streng radiär, man kann sie alle, wenn sie die richtige Lage zur Schwerkraftrichtung einnehmen, beliebig um ihre Längsachse drehen, ohne sie zu einer Reaktion zu veranlassen. Dagegen führt jede Abweichung nach oben oder nach unten aus dem spezifischen „Grenzwinkel" eine Krümmung herbei, deren Folge eben die Rückkehr in diesen ist. Wie CZAPEK (1895) nachweisen konnte, findet auch dann, wenn die Seitenwurzel senkrecht aufwärts oder abwärts gekehrt ist, keine Reaktion statt. Wird sie aber ein wenig aus diesen Ruhelagen verschoben, so kehrt sie nicht in die Vertikallage zurück, sondern es tritt je nach Umständen eine Aufwärts- oder Abwärtskrümmung ein, die mit Erreichung des Grenzwinkels endet. Nur die Grenzwinkelstellung ist also eine stabile Ruhelage, die beiden anderen Stellungen müssen dagegen als labile bezeichnet werden. In Beziehung auf die labilen Ruhelagen dürften die Rhizome mit den Seitenwurzeln übereinstimmen, sie unterscheiden sich aber von ihnen durch die stabile Ruhelage; denn diese ist bei den Wurzeln schräg nach unten gerichtet, bei den Rhizomen horizontal. Man wird erwarten dürfen, daß die oberirdischen Seitenorgane, z. B. viele Blüten, die Seitenzweige der Bäume, schräg aufwärts gerichtet sich in der stabilen Ruhelage befinden. In der Tat kehren viele Zweige der Bäume in ihre schiefe Lage zurück, wenn sie nach oben oder nach unten hin aus derselben herausgebracht worden sind; wir kommen auf sie alsbald zurück, möchten aber hier noch erwähnen, daß manche Blüten, z. B. die von Narcissus Pseudonarcissus, eine andere Form des Plagiogeotropismus besitzen (VOECHTING 1882). Der Blütenstiel stellt sich nämlich an dem orthotropen Schaft horizontal: wird er aus dieser Lage nach oben zu schief oder lotrecht abgelenkt, so kehrt er stets in die Horizontale zurück; auffallenderweise unterbleibt aber jede Reaktion, wenn man die Blüte schräg oder senkrecht nach unten richtet.

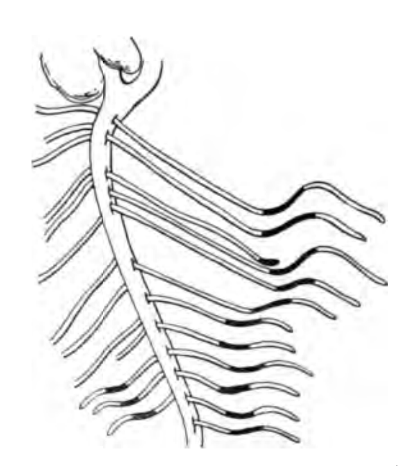


Fig. 150. Vicia Faba. Hauptwurzel mit Seitenwurzeln in Erde hinter Glas gewachsen; zunächst in normaler, dann in umgekehrter, zuletzt wieder in normaler Stellung. Der Zuwachs in der verkehrten Lage schwarz gehalten. Nach SACHS (1874, S. 605).

Während nun die stabile Ruhelage der orthotropen Pflanzenteile ganz konstant ist und immer mit der Lotlinie zusammenfällt, sehen wir die plagiotrope Ruhelage Schwankungen unterworfen, nicht nur wenn wir verschiedene Organe betrachten, sondern auch wenn wir ein ganz bestimmtes Organ ins Auge fassen. Und hierbei treten

uns sogar an dem einzelnen Exemplar einer Pflanze sehr beträchtliche Differenzen entgegen, die sich auf innere und äußere Ursachen zurückführen lassen. Von inneren Ursachen kennen wir hauptsächlich zwei, die sich indes häufig kaum trennen lassen: solche, die auf den Einfluß des Entwicklungszustandes, der „Reife" der Pflanze hinweisen, und solche, die auf den Beziehungen der Teile zueinander und zum Ganzen (Korrelationen) beruhen. Betrachten wir z. B. die Seitenwurzeln an einer Bohne (Phaseolus), die sich sämtlich in gleichmäßig durchfeuchteter Erde entwickelt haben, so bilden diese von oben nach unten fortschreitend folgende Winkel mit der Hauptwurzel:

130° 80° 80° 90° 90° 65° 75° 75° 40°.

Sieht man von den individuellen Eigentümlichkeiten einzelner Wurzeln ab, so bemerkt man eine Abnahme des Grenzwinkels in dem Maße, als man sich der Spitze der Hauptwurzel nähert. Noch viel auffallender als diese Differenzen verschiedener Seitenwurzeln ist es, wenn ein einzelnes Organ im Laufe der Zeit seine Reaktionsweise ändert. Verfolgen wir z. B. einmal die Entstehung der horizontalen Rhizome etwas näher; Adoxa sei speziell als Beispiel gewählt! Die Keimpflanze besitzt oberhalb der Kotyledonen ein orthotropes Stämmchen, das zunächst durch negativen Geotropismus ans Licht kommt, später aber sich zurückkrümmt und in die Erde hinein gelangt; es findet dabei eine völlige Umstimmung der geotropischen Reaktion des Sprosses statt, denn er verhält sich jetzt wie eine plagiotrope Nebenwurzel oder gar wie ein orthotropes, aber positiv geotropisches Organ. In einer gewissen Tiefe des Erdbodens angelangt, wird dann das Rhizom horizontal gerichtet, solange es Niederblätter produziert, es wird aber negativ geotropisch und tritt aus dem Boden hervor, wenn die Bildung der Laubblätter und der seitlich stehenden Blütensprosse beginnt. Später wächst die Spitze des Rhizoms von neuem im Bogen abwärts in die Erde, dann wieder horizontal und schließlich wieder aufwärts. Diese Schwankungen von positivem zu negativem Geotropismus mit Uebergängen durch plagiotrope Stellungen zeigen nun nahe Beziehungen zum Entwicklungszustand der Pflanze, sie sind aber, wie wir noch sehen werden, auch von äußeren Faktoren zum Teil mitbedingt. — Bei Paris dürfte die Hauptachse gleichfalls ursprünglich orthotrop sein, wenn sie aber einmal plagiotrop (horizontal) geworden ist, dann bleibt sie unter konstanten äußeren Verhältnissen unverändert. Bei der großen Mehrzahl der Rhizome geht aber der oberirdische, blühende Sproß nicht wie bei Adoxa oder bei Paris seitlich aus der Hauptachse hervor, sondern das Ende der Hauptachse selbst tritt über den Boden und wird orthotrop, während eine Seitenknospe horizontal auswächst und die Fortsetzung des Rhizoms übernimmt. So verhalten sich z. B. Heleocharis, Scirpus, Anemone nemorosa und viele andere. Bei allen wächst die Hauptachse in den ersten Jahren, ehe es zur Blütenbildung kommt, horizontal weiter, bei allen wird aber auch wohl diese Hauptachse beim Keimling ursprünglich orthotrop gewesen sein. Es findet also eine erste Umstimmung von Orthotropie zu Plagiotropie aus unbekannten Gründen statt, und die später jährlich oder mehrmals im Jahre (Heleocharis) sich wiederholende „Umstimmung" von Plagiotropie zu Orthotropie steht in sichtlichem Zusammenha

mit der Veränderung der morphologischen und physiologischen Eigenschaften des blühenden Sprosses.

Aehnliche Umstimmungen, die mit dem Reifezustand des betreffenden Organs zusammenhängen, sind auch in der Blütenregion in Menge bekannt geworden (VOECHTING 1882). Die Knospe von Agapanthus z. B. ist negativ geotropisch, die Blüte horizontal plagiogeotropisch, die Frucht positiv geotropisch. Sehr bekannt ist ferner der Mohn; seine Knospen führen positiv geotropische Krümmungen aus, die später durch negativen Geotropismus ausgeglichen werden [1]).

Wenden wir uns nun zu solchen Fällen, in denen die Plagiotropie deutlich mit korrelativen Beeinflussungen zusammenhängt.

Der Einfluß der Hauptachse auf die Seitenglieder tritt uns in sehr charakteristischer Weise entgegen, wenn wir die Spitze der Wurzel oder des Stammes entfernen. Es ist lange bekannt, daß z. B. bei den Fichten nach Entfernung der Sproßspitze die plagiotropen Seitenzweige des höchsten „Quirls“ sich aufrichten, und daß besonders der stärkste unter ihnen völlig orthotrop wird und den Hauptsproß ersetzt. Einen entsprechenden Versuch hat SACHS aber auch an der Wurzel mit Erfolg ausgeführt. Wie bei anderen Korrelationen, so zeigt sich auch hier, daß die Veränderung in den Seitenorganen nicht nur nach einer Entfernung, sondern auch schon nach einer Funktionshemmung der Hauptachse eintritt. So findet z. B. ein Ersatz der Hauptwurzel durch eine Seitenwurzel statt, wenn man den Vegetationspunkt der ersteren eingipst (BRUCK 1904).

Es frägt sich nun, ob die Plagiotropie der Seitenglieder überhaupt eine einheitliche Erscheinung ist, oder ob die Seitenglieder zu ihrer Ruhelage durch das Zusammenwirken zweier Richtkräfte gelangen, etwa in der Art, daß sie ihrem Geotropismus nach rein orthotrop sind, aber durch Einflüsse, die von der Hauptachse ausgehen, von der Lotlinie abgelenkt werden. Der Einfluß der Achse wird sich am klarsten zeigen, wenn der Geotropismus durch Klinostatenbewegung ausgeschlossen ist. Unter diesen Umständen nehmen Seitenwurzeln und Seitenzweige nicht etwa eine beliebige und unregelmäßige Stellung zur Hauptachse ein, sondern sie bilden mit ihr einen ganz bestimmten Winkel, den man als „Eigenwinkel“ bezeichnet. Bei den Wurzeln ist dieser Eigenwinkel im allgemeinen größer als der unter der Mitwirkung des positiven Geotropismus zustande kommende Grenzwinkel; die Seitenwurzeln stehen also auf dem Klinostaten mehr senkrecht von der Hauptwurzel ab. Der unter der Einwirkung der Schwerkraft zu beobachtende „Grenzwinkel“ hat dann ferner keine konstante Größe, sondern er kann bei Verwendung höherer Fliehkräfte verkleinert werden (SACHS 1874). Das ist ein deutliches Zeichen dafür, daß er eine Resultierende aus zwei Kräften darstellt. — Aehnlich wie bei den Wurzeln liegen die Verhältnisse bei den Seitenzweigen. Auch sie nehmen auf dem Klinostaten einen „Eigenwinkel“ ein, und dieser wird durch negativen Geotropismus modifiziert. Dabei zeigt sich noch, daß der Geotropismus in verschiedenen Stadien der Entwicklung des Zweiges bald schwächer

1) Die Ansicht WIESNERS (1902), das Nicken der Mohnknospe käme durch eine eigenartige „Lastkrümmung“ zustande, scheint uns nicht genügend begründet. Die VOECHTINGsche Auffassung, die oben mitgeteilt wurde, hat WIESNER nicht widerlegt; auch die Studien PORTHEIMS (1901) sprechen nicht einwandfrei für WIESNER.

bald stärker die Eigenrichtung überwindet. So findet man häufig (z. B. bei Aesculus) die Blütenstände völlig in die Lotlinie eingerückt, während bei Pinus alle jungen Triebe wie die Lichter auf dem Weihnachtsbaum vertikal stehen und erst allmählich in schräge oder wagerechte Lage gelangen.

Unter diesen Umständen kann man die Frage aufwerfen, ob überall die Plagiotropie auf korrelativen Einflüssen beruhe. Das ist bestimmt nicht der Fall, denn wir werden alsbald darüber zu berichten haben, daß Hauptsprosse und Hauptwurzeln durch äußere Einflüsse plagiotrop werden können. Dagegen haben wir hier noch zu erwähnen, daß nicht nur die Beziehungen zwischen Achse und Seitenglied den Geotropismus beeinflussen, sondern daß für ihn auch andere Korrelationen von Bedeutung sind. So hat MIEHE (1902) gezeigt, daß die geotropische Reaktionsfähigkeit mancher Sprosse von dem Vorhandensein des Vegetationspunktes abhängt. Nach der Entfernung der Spitze finden hier keine geotropischen Krümmungen mehr statt, obwohl die Geoperzeption nicht in dem Vegetationspunkt erfolgt.

Wenn wir bisher sagten, daß die Korrelationen neben dem Geotropismus die Richtung der Seitenzweige bestimmten, so ist damit noch nicht im näheren die Kraft bezeichnet, die gegen den Geotropismus ankämpft. Nach BARANETZKY (1901) würde es im wesentlichen der Autotropismus sein, der eine durch Geotropismus herbeigeführte Krümmung wieder rückgängig macht. Es ist kaum daran zu zweifeln, daß dem Autotropismus, dessen Wesen wir S. 516 gekennzeichnet haben, eine solche Bedeutung zukommt. Sicher spielt aber auch noch eine andere Erscheinung eine wichtige Rolle, die sog. Epinastie (WIESNER 1902 u. PFEFFER, Phys. II, 684). Unter dem Einfluß der Schwerkraft bildet sich allmählich die Eigentümlichkeit aus, daß die physikalische Oberseite des Zweiges ein stärkeres Längenwachstum zeigt, als die Unterseite. Würde die Epinastie allein wirken, so müßte sich der Zweig derart einkrümmen, daß die Oberseite konvex wird, während durch den negativen Geotropismus die Unterseite konvex wird. Die erstere Krümmung tritt nun in der Tat auf dem Klinostaten ein, denn obwohl die Epinastie von der einseitigen Schwerkrafteinwirkung herrührt, so hört sie doch nicht sofort auf, wenn diese sistiert ist, sondern sie wirkt noch lange nach. — Neben Autotropismus und Epinastie wäre endlich noch die rein mechanische Einwirkung der Zweiglast zu nennen, die auf eine Beugung der Seitensprosse hinwirken muß. Diesem mechanischen Beugungsbestreben begegnen dann freilich vielfach aktive Reaktionen der Pflanze, die wieder eine Hebung des Sprosses zur Folge haben. Sehr deutlich aber tritt die Lastkrümmung bei manchen Trauerbäumen zu Tage, z. B. bei Fagus, Salix babylonica (VOECHTING 1884).

Haben wir bisher innere Faktoren betrachtet, so erübrigt noch, auf die äußeren Einflüsse hinzuweisen, die in oft recht bedeutendem Maße die geotropische Reaktion der Pflanze ändern. Wir nennen in erster Linie die Temperatur. Schon SACHS (1874) sah bei hoher Temperatur den Grenzwinkel der Seitenwurzeln verkleinert. Viel auffallendere Veränderungen fand VOECHTING und neuerdings auch LIDFORS. Sie zeigten, daß unter dem Einfluß niederer Temperatur (wenige Grade über Null) sonst normal orthotrope Sprosse plagio-

trop werden[1]). So verhalten sich in der freien Natur am Anfang des Winters die Sprosse von Senecio vulgaris, Sinapis arvensis (VOECHTING 1898), Holosteum umbellatum (LIDFORS 1902) und im Experiment die etiolierten Kartoffeltriebe (VOECHTING 1902). Die niedere Temperatur wirkt hierbei von allen Seiten gleichmäßig auf die Sprosse ein, und es kann gar nicht daran gedacht werden, die plagiotrope Ruhelage als eine aus zwei Richtkräften resultierende aufzufassen; als Richtkraft kommt nur die Schwere in Betracht, die Temperatur beeinflußt aber die Reaktionsart der Pflanze, oder wie man zu sagen pflegt, die „Stimmung". Ganz ebenso verhält sich die Sache aber auch bei dem zuerst von STAHL (1884) nachgewiesenen Einfluß des Lichtes auf plagiotrope Pflanzenteile. Eine gewisse Lichtintensität veranlaßt plagiotrope Organe zu positiv geotropischen Bewegungen: so dringen beleuchtete Rhizome von Adoxa und Circaea mehr oder minder senkrecht in den Boden ein, nicht weil sie dem Licht entfliehen, weil sie negativ heliotropisch geworden sind (Vorl. 35), sondern weil sie, wie ein einfacher Versuch zeigt, jetzt positiv geotropisch reagieren. Diese Umstimmung ist für die Pflanze von großem Nutzen, denn sie verhindert das Rhizom, aus dem Erdreich herauszuwachsen, wenn es etwa ein geneigtes Terrain bewohnt. Andere Rhizome reagieren freilich ganz anders, und doch auch zweckmäßig, wenn sie infolge von Beleuchtung negativ geotropisch werden und sich gleichzeitig in Laubsprosse verwandeln. Aehnlich wie die Adoxa-Rhizome verhalten sich die Seitenwurzeln, die bei Beleuchtung einen viel kleineren Grenzwinkel mit ihrer Hauptwurzel bilden als das im Dunkeln der Fall ist (Fig. 151).

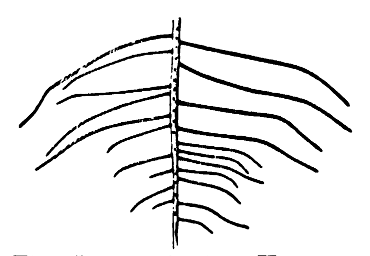


Fig. 151. Stück einer Hauptwurzel von Phaseolus in Wasserkultur. Von den vier Reihen der Seitenwurzel sind bloß zwei gezeichnet. Diese befanden sich zunächst in Dunkelheit, dann im diffusen Licht.

Auch das Medium, in dem die Wurzel wächst, ist von großer Bedeutung für die Reaktion der Seitenwurzeln; SACHS (1874) fand für diese nicht die gleiche Ruhelage, wenn er seine Kulturen in Erde, Wasser oder feuchter Luft ausführte. Am größten ist die Differenz zwischen dem Verhalten der Wurzel in Erde und in Luft; sie tritt auch in deutlicher Weise an der Hauptwurzel hervor (ELFVING 1880b). Wird diese in Erde mit der Spitze nach oben gerichtet, so erfolgt eine starke Krümmung, die fast stets mit der Einstellung in die normale Wachstumsrichtung endet; wird aber der gleiche Versuch in feuchter Luft ausgeführt, so erfolgt nur eine geringere Abwärtskrümmung in flacherem Bogen, und die Spitze der Wurzel wächst dann mehr oder weniger horizontal weiter. Es ist bei Kultur in feuchter Luft offenbar das geotropische Reaktionsvermögen geschwächt oder der Autotropismus verstärkt: jedenfalls kann man durch Anwendung einer stärkeren Fliehkraft (50 g), also durch Verstärkung der geotropischen Erregung, auch in feuchter Luft dieselbe Reaktion an der

[1]) Nach den Erfahrungen HABERLANDTS (1903) soll tiefe Temperatur den Geotropismus ganz aufheben. Weitere Studien müssen zeigen, ob etwa auch bei den Versuchen VOECHTINGS und LIDFORS die Sprosse ageotropisch waren.

Hauptwurzel erzielen, somit dasselbe orthotrope Verhalten herstellen, wie es die im Boden wachsende Wurzel bei der einfachen Schwerewirkung zeigt. Damit kommen wir auf einen vierten äußeren Faktor zu sprechen, der die Reaktionsweise der Pflanzenorgane mitbestimmen kann, die Größe der Fliehkraft. Wir wissen nämlich schon durch SACHS (1874), daß bei verstärkter Fliehkraft die Nebenwurzeln ihren Grenzwinkel ändern, mehr der orthotropen Reaktionsweise sich nähern, und nach CZAPEK (1895) dürfte für die Rhizome dasselbe gelten. Der letztgenannte Faktor kann nun freilich in der Natur keine Rolle spielen, wohl aber wird die Beeinflussung der Reaktion durch Licht, Wärme und Beschaffenheit des Substrates mit dazu beitragen, daß die Rhizome eine bestimmte Tiefenlage im Erdboden innehalten; ja man kann geradezu sagen, dieselben seien ohne die Möglichkeit einer Veränderung ihrer geotropischen Reaktion, ohne „Umstimmung", nicht existenzfähig.

Wenn wir von einer „Umstimmung" reden, so müssen wir auch eine „geotropische Stimmung" in der Pflanze voraussetzen. Wir können aber nicht untersuchen, an welchem Gliede in der ganzen Kette des Reizvorganges dieselbe einsetzt. Ob sie sich schon bei der Perzeption, bezw. im Bau des Perzeptionsapparates (NOLL 1896) oder erst später zwischen dem Akt der Perzeption und der Reaktion (PFEFFER 1893a, CZAPEK 1898) geltend macht, darüber herrschen noch Differenzen. Die NOLLsche Vorstellung, wonach die „Stimmung" durch den Bau des Perzeptionsapparates gegeben sei, hat den großen Vorzug der Einfachheit und der Verständlichkeit; die Annahme der engen Beziehung zwischen Perzeption und Reaktion ist aber, wie schon S. 528 gesagt wurde, nicht begründet.

Die bisher besprochenen Organe waren in Bezug auf ihre anatomische Struktur und auf die Verzweigung durchaus radiäre Gebilde, trotzdem nehmen sie aber nur zum Teil diejenige Lage im Raum ein, die man zunächst als die Normallage der radiären Gebilde betrachten wird, die aufrechte; ein großer Teil verhält sich plagiotrop, nimmt also schiefe oder horizontale Lage ein. Plagiotropie wird man aber von vornherein bei allen Organen mit dorsiventralem Bau erwarten dürfen, und tatsächlich trifft diese Annahme in weitaus den meisten Fällen zu, und nur ganz wenige dorsiventrale Pflanzenteile, z. B. der Sproß von Vicia Faba, verhalten sich orthotrop. Die Dorsiventralität wird, wie früher besprochen, sehr häufig durch äußere Faktoren, seltener (an Seitenorganen), durch Beziehungen zur Hauptachse bedingt. Unter den äußeren Einflüssen spielt vor allen Dingen das Licht eine Hauptrolle; die Schwerkraft kann sich mit ihm kombinieren. Wenn nun schon bei der Entstehung der Dorsiventralität mehrere Ursachen zusammenwirken, so ist es von vornherein wahrscheinlich, daß auch die Orientierungsbewegungen dorsiventraler Organe meistens durch mehrere Faktoren bedingt sind, deren Zergliederung oft schwierig sein dürfte. Wenn es ausgesprochen dorsiventrale Sprosse bei den unterirdischen Rhizomen geben sollte, so müßten diese besonders günstige Objekte für das Studium der Orientierungsbewegungen dorsiventraler Organe abgeben. Da solche einstweilen nicht bekannt sind, so müssen wir uns an oberirdische Organe halten, bei denen vielfach schon durch einfache Lichtentziehung so weitgehende Funktionsstörungen eintreten, daß man nicht mehr mit ihnen experimentieren kann; immerhin sind einige Fälle bekannt, be[illegible]

[illegible] nach oben
[illegible] nach der Erde
[illegible] gekommen
[illegible] Untersuchung.
[illegible] hier in Betracht.
[illegible] zygomorphen"
[illegible] die weitaus den
[illegible] Eine dorsiventrale
[illegible] wie viele andere.
[illegible] nach Noll 1887 z. B.
[illegible] dieser Pflanze so ge-
[illegible] Endteil der Achse vertikal
[illegible] dieser Lage in geeigneter Weise
[illegible] Zeit die Blütenstiele eine Krüm-
[illegible] Fig. [illegible] dargestellt ist: die Krümmung
[illegible] wenn der obere Teil des Blüten-

stieles wieder, wie bei aufrechter Stellung der Traubenachse, einen Winkel von etwa 30—50° mit der Schwerkraftrichtung bildet, d. h. also, wenn der „Helm" der Blüte nach oben gewendet ist. Wenn es nun für die Blüte nur auf die Lage zur Schwerkraft ankäme, dann müßte diese Stellung (Fig. 152 *II*) eine Ruhelage sein. Tatsächlich kommt aber für die Blüte auch die Stellung zur Achse in Betracht; nur wenn sie die Oeffnung nach außen kehrt, hat sie Aussicht, von Insekten besucht zu werden und somit normal zu funktionieren. Und so sehen wir denn, daß nach der medianen Einkrümmung noch eine komplizierte Bewegung ausgeführt wird, deren Endresultat eine Drehung des Blütenstieles und eine Auswärtswendung der Blüte selbst ist (Fig. 152 *III*). Wir müssen es dahingestellt sein lassen, ob immer, wie nach NOLLS Darstellung zu erwarten, eine rein geotropische Bewegung sich mit einer aus inneren Ursachen stattfindenden, also autonomen Bewegung (NOLLS Exotropie) kombiniert, oder ob (SCHWENDENER und KRABBE 1892) auch o h n e mediane Einkrümmung

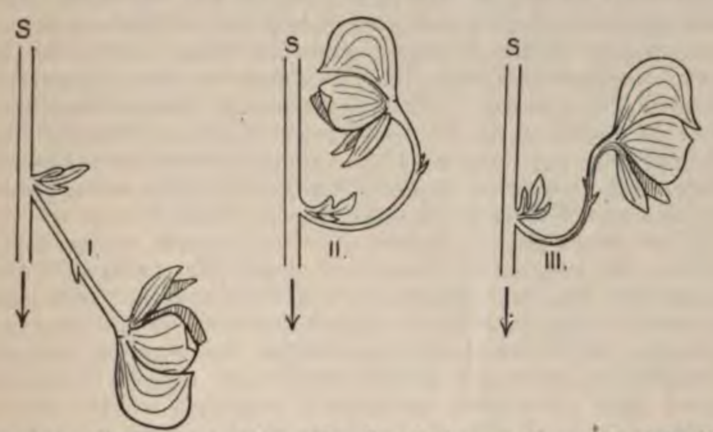


Fig. 152. Blüte von Aconitum Napellus in inverser Lage. Drei Stadien der Orientierungsbewegung. Aus „Bonner Lehrbuch".

sofort eine T o r s i o n des Blütenstiels eintreten kann. Soviel steht fest, daß bei den Orientierungsbewegungen derartiger Blüten ein korrelativer Einfluß der Achse mitspielt; ganz besonders schlagend tritt derselbe bei den Blüten der Orchideen hervor. Diese werden bekanntlich in der Knospe in „verkehrter" Lage angelegt — das Labellum schaut nach der Achse zu — und bekommen bei der Entfaltung die richtige Lage durch eine Torsion des Fruchtknotens; man kann aber diese Torsion verhindern und demnach die Blüte in verkehrter Orientierung aufblühen lassen, wenn man die Pflanze auf dem Klinostaten rotieren läßt, oder wenn man die Infloreszenz in senkrecht abwärts geneigter Lage fixiert. Es ist demnach die Torsion durch die Schwerkraft bedingt. Wird aber oberhalb einer noch nicht tordierten Blüte die Achse abgeschnitten, so erreicht jetzt die Blüte ihre Normalstellung durch eine einfache Krümmung ohne alle Torsion und neigt sich über das Ende des Achsenstumpfes hinweg nach außen; sie macht also nur die erste, soeben bei Aconitum beschriebene und abgebildete Bewegung durch.

Im Prinzip dasselbe Verhalten wie bei den dorsiventralen Blüten

werden wir bei den Laubblättern erwarten dürfen. Diese könnten an einer invers fixierten Achse durch eine einfache geotropische Mediankrümmung im Stiel oder in der Basis der Lamina wieder den geotropischen Grenzwinkel und die richtige Orientierung der Ober- und Unterseite gewinnen, sie würden aber mit der Spitze nach innen gelangen und überhaupt nur selten Raum genug finden, ihre Orientierungsbewegungen auszuführen. Tatsächlich sehen wir ganz die gleichen Bewegungen, die wir bei den Blüten kennen gelernt haben, auch an Blättern auftreten (Noll 1887). Manchmal erfolgt wie bei Aconitum erst eine mediane Einkrümmung und darauf eine „exotropische“ Bewegung; in anderen Fällen, besonders bei kurzstieligen Blättern, ist nur eine Torsion zu sehen. Ob nun die Torsion, wie Noll ausführt, stets aus zwei Bewegungen sich kombiniert, oder ob sie eine einheitliche Bewegung ist (Geotortismus, Schwendener und Krabbe 1892), können wir hier nicht entscheiden.

Auch anderwärts kommen Torsionen vor, die von der Schwerkraft veranlaßt werden; so bei manchen plagiotropen Sprossen, wie z. B. bei Philadelphus. Die Blätter stehen hier in der Knospe dekussiert; am erwachsenen Sproß dagegen sind die Paare nicht mehr gekreuzt, sondern sämtliche Blätter stehen in zwei Längszeilen an den Flanken des Zweiges. Diese Veränderung kommt durch Torsion in den Internodien zustande, und da sie auch im Dunkeln erfolgt (Schwendener und Krabbe 1892), so muß sie mit Schwerewirkungen zusammenhängen, während in der Mehrzahl der Fälle solche Drehungen durch das Licht veranlaßt zu sein pflegen (Vorl. 35).

Da die Mechanik aller dieser Torsionen noch völlig unklar ist, so wollen wir uns nicht weiter mit ihnen beschäftigen. Dagegen geben uns die Blätter Gelegenheit, den Geotropismus noch von einer neuen Seite kennen zu lernen. Bisher haben wir ja alle geotropischen Bewegungen auf Wachstum zurückgeführt und betont, daß sie nur dann stattfinden, wenn das betreffende Organ noch im Wachstum begriffen ist oder von neuem zu solchem veranlaßt werden kann. Bei den Blättern vieler Pflanzen (z. B. der Leguminosen und Oxalideen) finden wir aber auch Krümmungen, die durch ungleichen Turgordruck in den antagonistischen Seiten zustande kommen und ohne Wachstum verlaufen.

Es sind nun aber nicht etwa die Blätter und Blattstiele in ihrer ganzen Ausdehnung zu einer Veränderung des Turgors und einer damit zusammenhängenden Verlängerung oder Verkürzung der antagonistischen Seiten befähigt, sondern diese Eigentümlichkeit ist auf bestimmte Organe, die auch äußerlich hervortreten, beschränkt. Da diese an der Basis des Blattstieles, eventuell auch (bei einfach oder mehrfach gefiederten Blättern) an der Basis jeder Fiederausstrahlung auftretenden Organe relativ kurze Verbindungsstücke zwischen unbeweglichen Teilen des Blattes vorstellen, so werden sie als Gelenke bezeichnet. Sie heben sich meistens schon durch ihre größere Dicke von der Nachbarschaft ab und heißen deshalb auch „Polster“. Ihr anatomischer Bau ist ein sehr charakteristischer und zeigt enge Beziehung zu ihrer Funktion. Wie die anatomische Untersuchung z. B. von Phaseolus multiflorus ergibt, rücken im Gelenk die Gefäßbündel zu einem axilen Strang zusammen, der ringsum von Parenchym eingeschlossen ist. Die Membranen dieses Parenchyms sind sehr dehnbar und elastisch, und sie sind tatsächlich durch den Turgor ganz bedeu-

tend gegen das kaum dehnbare Gefäßbündel gespannt; beim Isolieren verlängert sich demnach das Parenchym recht erheblich, während sich das Gefäßbündel kaum meßbar verkürzt. Es ist nun leicht einzusehen, daß eine einseitige Zunahme der Schwellung, oder eine Abnahme der Turgeszenz auf der Gegenseite, oder endlich das Eintreten beider Prozesse zugleich, eine Verlängerung der einen, eine Verkürzung der anderen Seite herbeiführen muß, wobei sich natürlich das Gelenk krümmt. Das Gefäßbündel wird dabei ebenfalls gebogen, es erfährt indes keine Veränderung in der Länge. Mit der Krümmung des Gelenkes ist aber eine passive Bewegung des ansitzenden Blatteiles verbunden.

Bewegungen in den Blattpolstern werden nun auf die verschiedensten äußeren Reize hin ausgeführt, u. a. auch, wenn das Blatt durch Umkehren des Stengels verkehrt orientiert ist (SACHS 1865). Um in die Normallage zurückzukehren, bedient es sich dann freilich meistens nicht nur einfacher Krümmungen, sondern es treten auch Torsionen auf, die hier noch weniger als anderwärts erforscht sind. Wie PFEFFER (1875) durch mikroskopische Messungen nachweisen konnte, tritt bei den Krümmungen des Gelenkes keine dauernde Verlängerung der Konvexseite ein, und nach Umkehrung des Stengels erlangt das Blatt bald wieder seine frühere Stellung. Schon daraus, daß kein Wachstum nachzuweisen ist, kann man schließen, daß die Krümmung hier durch Zunahme des osmotischen Druckes auf der Konvexseite und entsprechende Abnahme desselben auf der Konkavseite zustande kommt, und die plasmolytische Untersuchung hat das einigermaßen bestätigt. So fand z. B. HILBURG (1881) am Gelenk von Phaseolus nach einer geotropischen Reizung Plasmolyse auf der morphologischen Oberseite erst durch 4 proz. Salpeterlösung eintreten, während sie vor der Reizung durch 3 prozentige erzielt worden war; umgekehrt sank der Salpeterwert der Zellen der Unterseite von $3^1/_2$ auf ca. 3 Proz. Bei längerer Dauer der Reizung tritt dann freilich auf der Konvexseite schließlich Wachstum ein, und jetzt erreicht nach Normalstellung des Stengels das Blatt seine ursprüngliche Lage nicht mehr. — Wenn auch diese durch Turgor bewirkte geotropische Krümmung auf die Gelenke einiger Blätter beschränkt bleibt, so ist sie doch theoretisch von großem Interesse, denn sie macht es wahrscheinlich, daß eine Perzeption des Schwerereizes eine viel weiter verbreitete Eigenschaft der Pflanze ist, als man nach dem Auftreten geotropischer Reaktionen vermuten kann; es ist kaum zu bezweifeln, daß die Perzeption in sehr vielen Fällen zu keinem sichtbaren Erfolg führt, weil den betreffenden Pflanzenteilen die Reaktionsfähigkeit abgeht. Die Blattgelenke sind demnach Organe, die ihre Reaktionsfähigkeit lange über den Zeitpunkt hinaus bewahren, in dem ihr Wachstum sistiert wird.

Wir wollen damit unsere Betrachtungen über die dorsiventralen Organe abschließen und wollen die äußeren Einflüsse, die ihre Reaktion oft recht bedeutend beeinflussen, nicht mehr besprechen. Zum Schluß unserer heutigen Vorlesung betrachten wir noch die Schlingpflanzen, die durch einen ganz eigenartigen Geotropismus ausgezeichnet sind.

Bei den bisher studierten Pflanzen waren durchweg die Organe, die zur Ausführung einer Orientierungsbewegung schreiten, kräftig genug, diese auch durchzuführen, wobei sie sehr häufig größere

Massen passiv zu bewegen, also ansehnliche Arbeitsleistung zu vollziehen hatten. Wir haben gesehen, daß nicht selten die Pflanzen befähigt sind, noch eine sehr viel größere Arbeit auszuführen, als ihnen durch das Gewicht der passiv bewegten Teile auferlegt wird. Grundbedingung für derartige Leistungen ist nun aber eine gewisse Festigkeit; wo diese fehlt, da wird sich z. B. ein horizontal gelegter Stengel, trotz seines negativen Geotropismus, niemals völlig aufrichten können. Es gibt nun tatsächlich eine große Menge von Pflanzen, deren Sprosse dem Boden anliegen, wenn sie nicht unter Ausnutzung der Festigkeit anderer Pflanzen sich erheben können. Solche Pflanzen nennt man Kletterpflanzen. Sie treten uns in ihrer einfachsten Form entgegen, wenn wir etwa Galium Aparine betrachten, das nach Erreichung einer gewissen Höhe umsinkt, sich dabei häufig auf benachbarte Pflanzen legt und durch seine Stacheln am Herabgleiten gehindert ist. Bei anderen Pflanzen treffen wir schon kompliziertere Apparate an, mit denen sie sich festhalten, so z. B. die Haken von Uncaria oder Strychnos (Treub 1882/3, Schenk 1892, Ewart 1898). Diese Organe ergreifen aber die Stützen nur zufällig und führen keine aktiven Bewegungen zum Ergreifen der Stütze aus, wie wir sie bei zwei großen Pflanzengruppen, nämlich bei den Ranken- und Windepflanzen, regelmäßig vorfinden. In biologischer Hinsicht haben beide viel Gemeinsames, denn beide sparen sich die Ausbildung eigener Skelettgewebe in den Achsen und benutzen irgend welche feste Körper als Stütze für die Last ihrer Blätter. In der Natur sind diese Stützen fast immer lebende oder abgestorbene Pflanzenteile, und deshalb sind Winde- und Rankepflanzen, so gut wie die Epiphyten, von der Existenz anderer Gewächse abhängig; ja man kann sie im gewissen Sinn sogar mit den Parasiten vergleichen, denn sie können ihre Stützen, wenn diese lebende Pflanzen sind, freilich nur indirekt, schädigen, indem sie ihnen das Licht entziehen. Die Bewegungen aber, die bei den Windepflanzen zur Ergreifung der Stützen führen, sind in physiologischer Hinsicht so sehr verschieden von denen der Rankenpflanzen, daß wir an eine gemeinsame Behandlung beider Gruppen nicht denken können. An dieser Stelle gehen wir nur auf die windenden Pflanzen ein, da diese durch eine besondere Form von Geotropismus (Noll 1892—1902) ihre Bewegungen ausführen und sich somit unmittelbar an unsere letzten Betrachtungen anschließen lassen.

Bei den Windepflanzen umwächst der Stengel die Stütze in Schraubenwindungen; da diese Windungen eng anliegen und einen Druck auf die Stütze ausüben, und da außerdem die windenden Stengel häufig rauh sind, so ist die Befestigung eine sehr sichere, und ein Herabgleiten von der Stütze für gewöhnlich ausgeschlossen. Wenn wir eine Windepflanze näher betrachten, etwa eine Calystegia, die im Frühjahr austreibt, so bemerken wir, daß ihre Triebe zuerst immer streng orthotrop sind und sich durch die eigene Festigkeit aufrecht erhalten. Nach Erreichung einer gewissen Höhe aber beugt sich die Spitze des Sprosses und zwar durch eine aktive Bewegung, nicht durch Gewichtswirkung, vorn über und nimmt nun in ungefähr horizontaler Stellung eine plagiotrope Lage ein. Im selben Moment [illegible]
beginnt aber auch eine eigenartige Bewegung an ih[illegible]
wir „kreisende Bewegung" nennen wollen,
ende nach Art eines Uhrzeigers um die festst[illegible]

rotiert. Diese Bewegung dauert von dem Moment ihres Entstehens an so lange, als der betreffende Sproß im Wachstum verbleibt, und sie behält in der Regel eine bestimmte Richtung dauernd bei; bei der Mehrzahl der Windepflanzen erfolgt die kreisende Bewegung von oben her gesehen in der Richtung entgegengesetzt der Uhrzeigerbewegung, nach links, wie man gewöhnlich zu sagen pflegt; in der Richtung des Uhrzeigers kreist z. B. der Hopfen und das Geisblatt (rechts); abwechselnd rechts und links gerichtete Rotation hat man z. B. bei Bowiea volubilis und Loasa lateritia beobachtet. Die linkskreisenden Pflanzen winden auch links (Fig. 153 *I*), d. h. die „Wendeltreppe", die sie bilden, steigt von links unten nach rechts oben, von oben gesehen entgegen dem Uhrzeiger; die rechtskreisenden Pflanzen winden auch rechts (Fig. 153 *II*). Da also offenbar eine nahe Beziehung zwischen dem Winden und der kreisenden Bewegung besteht, so haben wir diese uns noch unbekannte Form der Bewegung etwas genauer zu betrachten.



Fig. 153. *I* Linkswindender Sproß von Pharbitis. *II* Rechtswindender Sproß von Myrsiphyllum asparagoides. Aus „Bonner Lehrbuch".

Am leichtesten macht man sich die kreisende Bewegung klar, wenn man sich ein einfaches Modell herstellt. Man befestigt einen starkwandigen Kautschukschlauch mit seiner Basis an einem lotrecht



Fig. 154. Windeschema.

stehenden Stab, steckt in seine Spitze ein Stück Bleirohr, das gerade schwer genug ist, um diese in die horizontale Lage zu zwingen und führt nun durch seitlichen Druck die Spitze des Schlauches dem Uhrzeiger entgegengesetzt (Fig. 154) im Kreis herum. Hat man am Ende des Bleirohrs in radialer Richtung eine Nadel angebracht, die beim Beginn der kreisenden Bewegung nach unten zeigt, so findet [illegible]e Nadel nach 1/4 Umdrehung auf der linken Seite (von außen [illegible] nach 1/2 Umdrehung nach oben zeigend u. s. w.; man [illegible]est, daß die Drehung des horizontalen Teiles um seine [illegible] von außen gesehen in der Richtung des Uhrzeigers

verläuft. Von dieser der kreisenden Bewegung entgegengesetzt gerichteten Drehung kann man sich auch leicht überzeugen, wenn man auf dem Schlauch eine Längslinie anbringt, die man dann um die Achse des horizontalen Schlauchteiles rotieren sieht. *Es wechselt also bei der kreisenden Bewegung in jedem Moment die vorausgehende Kante.* Will man die kreisende Bewegung so ausführen, daß dauernd *eine bestimmte* Kante in der Bewegung vorausgeht, so braucht man nur das Schlauchende beim Herumführen festzuhalten; hat man es in dieser Weise einmal im Kreise herumbewegt, so ist am unteren Ende des Schlauches eine Torsion entstanden, die sich beim Loslassen des Schlauchendes sofort auflöst, wobei dann natürlich dieses dieselbe Drehung *auf einmal* ausführt, die zuvor während des ganzen Umlaufes erfolgte. Markieren wir nun auch an dem horizontalen und dem gebogenen Teil des Sproßendes einer Calystegia eine Kante durch eine Tuschlinie, so sieht man diese, gerade wie die Nadel im Modell, während der kreisenden Bewegung im Sinne des Uhrzeigers wandern. Hat das Sproßende eine kreisende Bewegung um 360° entgegen dem Uhrzeiger ausgeführt, so hat es sich zugleich auch um 360° im Sinne des Uhrzeigers gedreht; mit anderen Worten, nach einer vollen Kreisbewegung ist alles wieder beim alten, und es findet keinerlei Torsion im vertikalen Sproßteil statt.

Diese kreisende Bewegnng hat man lange Zeit als eine autonome, aus inneren Ursachen erfolgende, betrachtet. Tatsächlich werden wir noch ähnliche Bewegungen kennen lernen, die autonom sind; bei den Windepflanzen aber kommt die kreisende Bewegung nur unter dem Einfluß der Schwere zustande, sie ist eine *geotropische* Bewegung. Durch die Erdschwere wird hier aber nicht eine obere oder untere Kante im Wachstum gefördert, sondern eine *Flanke*; bei den linkswindenden Pflanzen ist es die *rechte* Flanke (Gipfel von oben gesehen), die stärker wächst als die gegenüberliegende. Aber nicht am ganzen Sproß der Windepflanze findet eine solche „lateral geotropische“ Reaktion statt; sie ist vielmehr auf die Uebergangsregion zwischen dem aufrechten und dem horizontalen Teil des Sproßendes beschränkt; der aufgerichtete Teil ist einfach *negativ* geotropisch, der horizontale *diageotropisch*. Wenn nun in dem gekrümmten Sproßteil durch die Schwerkraft die rechte Flanke im Wachstum gefördert worden ist, so wird das horizontale Ende anfangen zu kreisen; dabei muß es sich aber, wie wir gesehen haben, zur Vermeidung einer basalen Torsion um seine Achse drehen, und deshalb rückt eine andere Kante auf die rechte Flanke. Die geotropische Wachstumsförderung ergreift also successive immer neue Kanten, die auf die rechte Flanke gelangen.

Zum Beweise für die geotropische Natur der kreisenden Bewegung führen wir folgendes an:

1. Wie SCHWENDENER (1881) zuerst beobachtete und BARANETZKY (1883) bald darauf bestätigte, hört diese Bewegung auf dem Klinostaten auf, die Achse streckt sich gerade und macht nur einige unregelmäßige Hin- und Herbewegungen, die offenbar inneren Ursachen entspringen (autonome „Nutationen“, Vorlesung 40). Wollte man in diesen Nutationen die kreisende Bewegung wiederfinden und sagen (WORTMANN 1886), diese sei autonom, werde aber durch die Schwerkraft in ihrer *Richtung* beeinflußt, so könnte man [illegible] von jeder beliebigen geotropischen Bewegung beha[illegible] ionen

kommen überall vor. In der Tat hat CH. DARWIN (1881) den Versuch gemacht, alle geotropischen, ja überhaupt alle Reizbewegungen als modifizierte Nutationen aufzufassen. Diese Anschauung hat sich indes nicht bewährt.

2. Stellen wir dem kreisenden Stengelende an der Spitze einen Stab entgegen, so hemmt dieser die Bewegung, und es entsteht im Stengel eine Spannung, weil die rechte Flanke fortfährt sich stärker zu verlängern als die linke. Würde nun aus inneren Gründen nach einiger Zeit eine andere Kante im Wachstum gefördert, so müßte z. B. zunächst eine Hebung des Sproßendes erfolgen, wenn die untere Kante stärker wächst, später müßte die dem Stab anliegende Kante gefördert werden, und dabei müßte die Spannung aufgehoben werden. Von alledem ist aber nichts zu bemerken; NOLL (1885) sah vielmehr in seinen diesbezüglichen Versuchen die Spannung stunden- und tagelang erhalten.

3. Drehen wir einen kreisenden Sproß von Calystegia um 180° und fixieren ihn, so daß seine bisherige obere Kante nach unten schaut, so ist auch die im Augenblick zuvor geförderte und deshalb konvexe Kante nach links gekommen, die Konkavseite dagegen befindet sich jetzt rechts; dementsprechend sieht man alsbald die Krümmung sich abflachen und in die entgegengesetzte Richtung übergehen. — Gerade das schnelle Reagieren einer Kante, die plötzlich in die „Reizlage" gebracht wird und der Mangel an Nachwirkung in den früher gereizten Kanten könnten allenfalls den Verdacht erwecken, daß wir es hier mit anderen Verhältnissen zu tun haben, als beim gewöhnlichen Orthogeotropismus.

Damit dürfte die Ursache und die Mechanik der kreisenden Bewegung im wesentlichen klargelegt sein. Von den Komplikationen, die durch die unregelmäßigen Bewegungen des Sproßgipfels entstehen, sehen wir ab; wir erwähnen nur, daß derselbe sich nicht immer einfach horizontal stellt. Es bleibt uns jetzt noch die Frage zu beantworten, was für eine Bedeutung die kreisende Bewegung für das Winden hat. Ein Winden beginnt am kreisenden Sproß mit weit überhängendem Gipfel erst dann, wenn wir ihm eine Stütze anbieten, die mehr oder minder lotrecht steht. Eine solche Stütze wird dann in lockeren und anfangs sehr flachen Schraubenlinien umwunden, die sich erst allmählich steiler aufrichten. Diese Aufrichtung erfolgt durch negativen Geotropismus und geht bei nachträglicher Entfernung der Stütze — unter sonst geeigneten Umständen — in eine völlige Geradestreckung der Schraubenwindung über, wobei der Stengel dann gedreht erscheint; wird die Stütze nicht entfernt, so tritt nur ein Engerwerden der Windungen und demnach ein Druck auf die Stütze ein. Das Charakteristische für die Schlingpflanzen liegt somit darin, daß der Diageotropismus des horizontalen Sproßendes durch den Lateralgeotropismus des überhängenden Teiles allmählich in den negativen Geotropismus übergeht, der an der Basis allein existiert. Durch kreisende Bewegung und negativen Geotropismus kommt also die Windebewegung zustande. Die Stütze spielt insofern eine Rolle, als sie die sonst unvermeidliche Geradestreckung unmöglich macht; die Windebewegung soll aber auch ohne Stütze sich in ganz derselben Weise vollziehen, wie mit Stütze. Man weist als Beleg dafür die sog. freien Windungen, die an manchen Windesprossen auf-, die über ihre Stütze hinausgewachsen sind, oder die abge-

schnitten im Wasser stehen (Sachs Vorl.); sie sind aber ihrer ganzen Entstehung nach zu wenig genau bekannt, als daß man etwas aus ihnen schließen könnte. Kommen auch sie durch kreisende Bewegung und negativen Geotropismus zustande, so müßte die Wachstumsfähigkeit an ihnen sehr viel früher eingestellt werden, als an normalen Sprossen. Für gewöhnlich bemerkt man aber am frei schwingenden Ende einer Schlingpflanze keine solche freie Windungen, vielmehr ist die Form des Gipfels nach einem vollen Umlauf der kreisenden Bewegung im wesentlichen unverändert; sie ist also in besonders einfachen Fällen eine Krümmung, die fast in einer Ebene verläuft. Wortmann (1886) und früher schon de Vries (1873) legten nun um die Spitze des Sprosses einen feinen Seidenfaden, führten diesen über eine Rolle und hoben durch ein leichtes Gewicht am anderen Ende des Fadens die Lastwirkung des überhängenden Sproßgipfels auf. Unter diesen Umständen tritt nach Wortmann nicht mehr die einfache kreisende Bewegung wie am frei schwingenden Sproß auf, sondern es werden anfangs flache, später steiler ansteigende Schraubenwindungen angelegt. Auch die Stütze wird vielfach ähnlich funktionieren, wie hier das Gewicht, d. h. sie wird den Stengel am Umsinken verhindern und dem negativen Geotropismus erlauben, seine Wirkung auszuüben. Ob aber der Seidenfaden wirklich, wie Wortmann versichert, nur das Gewicht des Gipfels aufhebt, ohne die Bewegungen zu ändern, das können wir nicht entscheiden; es will uns jedoch so scheinen, als ob der Faden die Drehung des Gipfels um seine Achse verhindern müßte.

Es fehlt leider noch an einer in die Details gehenden Analyse des Windevorganges, und durchaus nicht alle Forscher sind der Ansicht, daß durch kreisende Bewegung und negativen Geotropismus allein die Windebewegung zustande käme. Bekannt ist, daß Schwendener (1881) außer diesen Faktoren noch eine sog. „Greifbewegung“ für nötig hält. Die Spitze des windenden Triebes soll von Zeit zu Zeit mit der Stütze in Berührung kommen und durch die dabei sich ergebenden Spannungen sollen die Einkrümmungen zu „bleibenden“ Windungen werden. Wir können diese Frage hier nicht verfolgen und verweisen auf die Literatur. (Außer den schon genannten Autoren wären noch Ambronn (1884), Noll (1892, 1901) und Kolkwitz (1895) zu nennen.) Ebensowenig können wir auf die Torsionen eingehen, die so häufig an windenden Stengeln aufzutreten pflegen, die aber noch recht verschieden gedeutet werden.

Anstatt solche schwierige Probleme zu besprechen, wollen wir lieber zum Schluß noch über einige wichtige Erfahrungen berichten, die in deutlicher Weise unsere Auffassung von der Mitwirkung des Geotropismus bei der Windebewegung unterstützen. Kehrt man eine windende Calystegia um, so werden zunächst einige der jüngsten Windungen wieder locker, krümmen sich rückwärts und fangen dann an, in der gleichen Richtung wie bisher (also links) aufwärts zu winden. Die Auflösung schon gebildeter Windungen zeigt deutlich, daß in diesen der Lateralgeotropismus noch nicht er-
loschen ist; nach Inversstellung ist es die innere Flanke der
dungen, die im Wachstum gefördert wird, und deshalb r
die Windungen wieder gerade strecken. Wird das al
Ende einer geeigneten Windepflanze an der Spitze
macht die freie Basis Windungen von umgekehrter R

her. Aus einem Linkswinder ist ein Rechtswinder geworden. Diese Erscheinung ist analog der in Abbildung 146 S. 553 für gewöhnlichen Geotropismus dargestellten.

Wenn der Geotropismus an dem Windephänomen so stark beteiligt ist, dann begreift man auch, daß die Windepflanzen nur solche Stützen regelmäßig umschlingen können, die mehr oder weniger lotrecht stehen. Je länger übrigens das überhängende Sproßende ist, desto geneigtere Stützen werden noch erfaßt, wie man das insbesondere beim Hopfenbau sehen kann.

Das regelrechte Umfassen der Stütze wird ferner durch eine Eigentümlichkeit der Schlingpflanzen erleichtert, die wir bisher nicht erwähnt haben. Wie viele etiolierte Sprosse, haben die Schlingpflanzen außerordentlich lange Internodien mit zunächst sehr klein bleibenden Blättern. Daß diese erst nach Fixierung des tragenden Stengels an der Stütze ihre definitive Größe erreichen, hat mehrere Vorteile; erstens wird das Gewicht der Spitze nicht unnötig vermehrt, zweitens werden Hemmungen in der kreisenden Bewegung, wie sie durch ein Anstoßen großer Blätter an der Stütze erfolgen könnten, vermieden. Die Vorzüge langer Internodien bedürfen wohl keiner besonderen Besprechung, und so schließen wir hiermit unsere freilich recht fragmentarischen Bemerkungen über das Winden und damit über Geotropismus überhaupt ab.

Vorlesung 35.

Heliotropismus.

Auch die Verteilung des Lichtes dient der Pflanze zur Orientierung im Raum; man spricht demnach, so wie vom **Geo**tropismus, auch von einem **Photo**tropismus, oder — da in der Natur tatsächlich die Sonne als einzige Lichtquelle in Betracht kommt — spezieller von einem **Heliotropismus** der Pflanze. Zwischen Geotropismus und Heliotropismus bestehen eine große Anzahl von Analogien, deren wichtigste die folgenden sind:

1. Wie die geotropischen Krümmungen nur bei einseitig einwirkender Schwerkraft auftreten, so machen sich die heliotropischen nur bei einseitigem Lichteinfall bemerkbar. Derselbe Apparat, der die Pflanze der **einseitigen** Schwerewirkung entzieht, der Klinostat, erlaubt uns auch, die heliotropischen Krümmungen zu verhindern, wenn wir die Pflanze auf ihm in aufrechter Stellung um eine vertikale Achse rotieren lassen. Denselben Effekt kann man natürlich auch erzielen, wenn man die Lichtquelle um die Pflanze rotieren läßt, oder wenn man die letztere allseitig gleich stark beleuchtet, [illegible] diffuses Tageslicht.

[illegible]nzelnen Organe der Pflanze reagieren in verschiedener [illegible] einseitige Beleuchtung. Die **orthotropen** stellen [illegible]htung und wachsen entweder **positiv** heliotropisch [illegible]n, oder **negativ** heliotropisch von ihr weg. Die

plagiotropen Organe dagegen stellen sich unter einen bestimmten Winkel zum einfallenden Licht. Fast durchweg sind die in Bezug auf die Schwere orthotropen Organe auch bei heliotropischer Reizung orthotrop, und das plagiotrope Verhalten anderer Organe tritt ebenfalls beim Helio- wie beim Geotropismus in gleicher Weise hervor. Meistens besitzt ein bestimmtes Organ für Licht und Schwere Empfindung, und wenn die von beiden Kräften eingeleiteten Reaktionen sich nicht gegenseitig aufheben sollen, so muß ein positiv geotropisches Organ negativ heliotropisch, ein negativ geotropisches positiv heliotropisch sein; die Erfahrung lehrt denn auch, daß das zumeist der Fall ist.

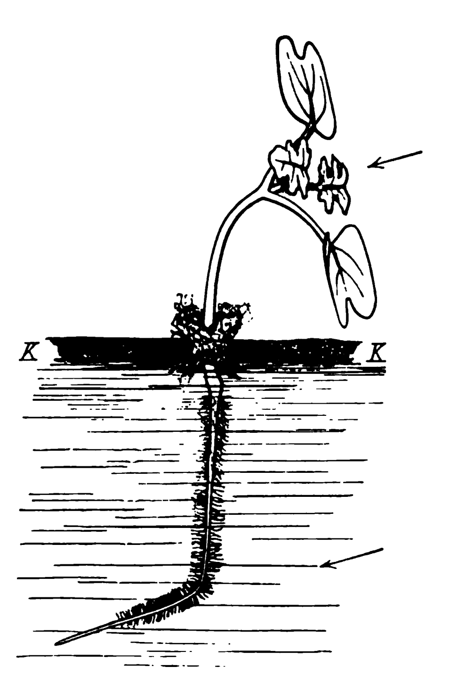


Fig. 155. Keimpflanze von Sinapis alba in Wasserkultur. *K* Korkplatte als Schwimmer. Die Pfeile markieren den Lichteinfall. Der Keimsproß ist positiv, die Wurzel negativ heliotropisch. Aus „Bonner Lehrbuch".

Will man also den Heliotropismus für sich studieren, so muß man den Geotropismus ausschließen. Das ist in der Tat möglich; man kann die Pflanze um die horizontale Achse des Klinostaten in vertikaler Ebene rotieren lassen, und kann sie dabei so aufstellen, daß sie nur von einer Seite Licht empfängt, wenn man die Ebene, in der die Rotation erfolgt, parallel zu einem Fenster stellt, durch welches das Licht einfällt. Allein die Erfahrung hat gezeigt, daß eine so komplizierte Versuchseinrichtung nicht immer nötig ist, da der Einfluß des Lichtes sich vielfach so geltend macht, als ob ein Geotropismus überhaupt nicht vorhanden wäre. Wir begnügen uns hier mit der Konstatierung dieser Tatsache, die sehr wichtig ist, und kommen erst später ausführlicher auf sie zurück.

Die Grunderscheinung des Heliotropismus kann man an jeder beliebigen Pflanze sehen, die in einiger Entfernung vom Fenster in einem Zimmer kultiviert wird. Nehmen wir an, es handle sich um eine Keimpflanze von Sinapis alba, die in Wasserkultur wachse (Fig. 155); da bemerkt man nach kurzer Zeit, daß der Keimstengel sich dem Fenster zu krümmt, bis er ungefähr in der Richtung des einfallenden Lichtes steht. Er ist also orthotrop und positiv heliotropisch. Umgekehrt verhält sich die Wurzel, sie ist orthotrop und negativ heliotropisch. Die Blätter dagegen stellen sich teils passiv, durch die Krümmung des Stengels, teils aktiv so, daß ihre Oberseite vom Licht getroffen wird; sie sind also plagioheliotronis
Heliotropismus findet man in weiter Verbreitur
der höheren Pflanzen, insbesondere bei der

tritt er an den orthotropen Blättern auf, die an den Keimlingen vieler Monokotylen zu sehen sind. Er ist indes keineswegs auf chlorophyllführende Pflanzenteile beschränkt, denn er kommt bei vielen Pilzen vor; so krümmen sich z. B. die Stiele der Fruchtkörper von Peziza Fukeliana und von Coprinus, die Perithecien mancher Pyrenomyceten und auch die einzelligen Sporangienträger von Phycomyces, Mucor, Pilobolus dem Lichte zu. Auch einige wenige Wurzeln, so z. B. die von Allium sativum, sind positiv heliotropisch.

Ueber den Vorgang der positiv heliotropischen Krümmungen sind wir bei weitem nicht so genau orientiert, wie über die geotropischen Bewegungen. Das Wenige aber, was wir wissen, spricht dafür, daß die heliotropische Krümmung von der geotropischen gar nicht verschieden ist. Die Uebereinstimmung macht sich zunächst darin geltend, daß auch die heliotropische Krümmung — wenn wir von den Blattgelenken absehen — auf ungleichseitigem Wachstum der Gegenseiten beruht, und daß wahrscheinlich im allgemeinen das Wachstum der Konkavseite verlangsamt, das der Konvexseite beschleunigt wird; somit dürfte also die Mittelzone vielfach bei der Krümmung mit ungeänderter Geschwindigkeit weiter wachsen. Im allgemeinen wird auch beim Heliotropismus die Zone des stärksten Wachstums den ersten Anfang der Krümmung zeigen, die dann basalwärts fortschreitet und in dem letzten wachstumsfähigen Abschnitt dauernd fixiert wird, während die Spitze sich wieder gerade streckt. Ausnahmen von diesem Verhalten werden wir später kennen lernen.

Man wollte früher die positiv heliotropischen Krümmungen in einer sehr einfachen, gewissermaßen rein mechanischen Weise erklären (DE CANDOLLE 1832). Man ging von der bekannten Tatsache aus, daß das Längenwachstum vieler Organe durch Beleuchtung gehemmt, durch Verdunklung gefördert wird. Wenn also ein Organ auf der einen Seite heller beleuchtet ist, als auf der anderen, so muß die helle Seite kürzer bleiben und dementsprechend konkav werden, das Organ muß sich positiv heliotropisch krümmen. Diese Auffassung wurde schon durch ein näheres Studium der negativ heliotropischen Organe stark erschüttert. Negativer Heliotropismus findet sich bei manchen Bodenwurzeln, vor allem aber bei den Luftwurzeln; dann bei vielen Ranken, am Hypokotyl der Mistel und an den Wurzelhaaren der Farne und Lebermoose etc. Auch diese Pflanzenteile wachsen im Dunkeln schneller als am Licht, sie müßten also bei einseitiger Beleuchtung ganz dieselbe Krümmung erfahren, wie die positiv heliotropischen Organe. Wenn sie das nicht tun, wenn bei ihnen die beleuchtete Seite stärker wächst und konvex wird, so wird man mit großer Wahrscheinlichkeit schließen dürfen, daß die heliotropische Krümmung nicht durch die unmittelbare Reaktion verschieden stark beleuchteter Stellen zustande kommt. Wie beim Geotropismus, so haben wir es auch beim Heliotropismus mit einer **einheitlichen Reaktion der ganzen Pflanze** auf einen äußeren Reiz zu tun.

Zur völligen Gewißheit mußte diese Auffassung werden, nachdem bewiesen worden war, daß ein und dasselbe Organ je nach Umständen positiv oder negativ heliotropisch reagiert; diesen Nachweis hat in ausgedehnterem Maße zuerst BERTHOLD (1882) bei gewissen Meeres- [illegible] erbracht, die er bei schwachem Licht positiv, bei stärkerem negativ heliotropisch fand; STAHL (1880) hat ähnliches bei [illegible] beobachtet, und OLTMANNS (1897) hat den Reaktionswechsel

bei Phycomyces in genauer Weise experimentell verfolgt, indem er diesen Pilz in verschiedener Entfernung von einer elektrischen Bogenlampe wachsen ließ. Schon eine halbe Stunde nach Beginn des Versuches fand er die Sporangienträger in einer Entfernung von 80 cm von der Lichtquelle (bei einer Lichtstärke von 8000 Hefnerlampen) in positiver Krümmung; in einer Entfernung von 20—30 cm dadagegen (Lichtstärke ca. 100000 Hefnerlampen) waren negative Krümmungen zu verzeichnen. Aus dem Ergebnis dieses Versuches folgt aber mit Notwendigkeit, daß eine gewisse Lichtintensität, die zwischen den eben genannten Intensitäten liegt, keinen heliotropischen Effekt haben wird. In der Tat waren in OLTMANNS' Versuch die Fruchtträger, die weiter als 30 cm und näher als 80 cm von der Lampe standen, gerade geblieben. Eine Stunde nach Beginn waren die negativen Krümmungen noch weiter vorgeschritten, aber bei 60—70 cm Entfernung war keine heliotropische Reaktion eingetreten.

Es kann also ein bestimmter Organismus in drei verschiedenen, durch die Lichtintensität bestimmten Zuständen sich befinden:

1. Zustand des positiven Heliotropismus;
2. Indifferenzzustand;
3. Zustand des negativen Heliotropismus.

Stellen wir dieses Resultat in Form einer Kurve dar, indem wir auf der Abszisse die Lichtintensitäten, auf den Ordinaten die heliotropische Wirkung (gemessen z. B. am Krümmungswinkel) auftragen, so erhalten wir eine Kurve etwa von folgender Gestalt:

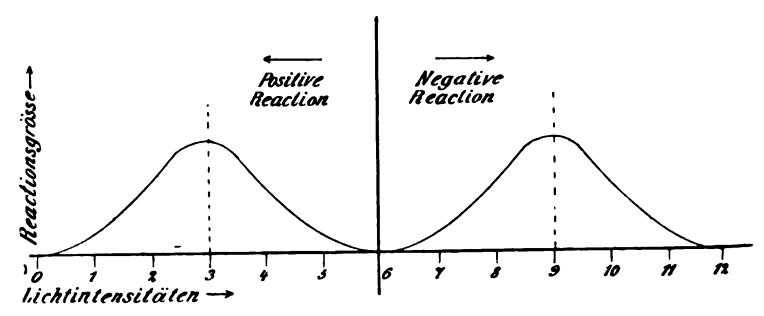


Fig. 156. Schematische Kurve, die Abhängigkeit der heliotropischen Reaktion von der Lichtintensität darstellend.

Wie OLTMANNS (1892) hervorgehoben hat, wird nicht bei jedem Organismus die ganze Kurve realisiert sein; am meisten werden noch die Schattenpflanzen, zu denen ja auch Phycomyces gehört, Aussicht bieten, die positive und die negative Hälfte der Kurve aufzufinden. Die Sonnenpflanzen dagegen haben ein so hohes Lichtbedürfnis, daß wir schon zufrieden sein müssen, wenn es überhaupt gelingt, nachzuweisen, daß sie bei einer gewissen Intensität nicht mehr positiv heliotropisch sind; negative Krümmungen gibt es nicht bei ihnen. Andrerseits dürften aber vielleicht die negativ heliotropischen Wurzeln Organe sein, die nur den negativen Teil der Kurve aufweisen: erst bei hohen Lichtintensitäten krümmen sie sich negativ heliotropisch und bei allen schwächeren Lichtintensitäten sind sie im Zustand der Indifferenz.

einer feststehenden Verdunkelungsvorrichtung einseitig Licht einfiel, sah er die Keimlinge trotz der Drehung dauernd nach diesem Spalt geneigt. Aber in der Natur sieht man die Pflanzenorgane im allgemeinen weder dem Lauf der Sonne folgen, noch nach Süden übergeneigt. Das dürfte in erster Linie damit zusammenhängen, daß eben das direkte Sonnenlicht zu hell ist, um heliotropische Krümmungen zu erzielen. In der Natur kommen die heliotropischen Bewegungen viel mehr unter dem Einfluß des diffusen Lichtes als des direkten Sonnenlichtes zustande, worauf WIESNER mehrfach hingewiesen hat.

Außer der Richtung und der Intensität des Lichtes ist drittens noch seine Wellenlänge von Bedeutung. Es ist schon lange bekannt, daß nicht die Strahlen jeder beliebigen Wellenlänge gleich wirksam sind. Die stärker brechbaren Strahlen, die an den formativen Lichtwirkungen besonders beteiligt sind (S. 374), erweisen sich auch als die heliotropisch wirksameren. WIESNER (1878) fand die Strahlen an der Grenze von Violett und Ultraviolett am wirksamsten, von da nahm die Wirksamkeit ab, so daß im gelben Licht überhaupt keine heliotropischen Krümmungen erzielt werden konnten. Solche traten aber, freilich nicht bei allen untersuchten Pflanzen, im roten Licht wieder ein und nahmen gegen Ultrarot noch zu. Negativ heliotropische Organe verhalten sich nach WIESNER ebenso wie die positiven.

Läßt man das einseitige Licht horizontal einfallen, so stellen sich bei einer gewissen Intensität die Keimlinge auch völlig horizontal (WIESNER 1878). Wenn sie bei schwächerer Intensität nicht ganz in die Lichtrichtung gelangen, sondern schräg aufwärts wachsen, so wird man annehmen dürfen, daß der Geotropismus mitwirkt, der durch einen so schwachen Lichtreiz nicht völlig überwunden werden kann. Doch auch der Autotropismus stellt sich bei der heliotropischen so gut wie bei der geotropischen Krümmung ein, und er könnte ebenfalls dazu beitragen, daß die Sprosse nicht völlig in die Strahlenrichtung hineingelangen. Anders dürfte die Sache bei den durch intensives Licht bewirkten negativen Krümmungen sein, die OLTMANNS bei Phycomyces beobachtete. Hier wachsen die Pflanzen stets in schräger Richtung und es ist sehr wahrscheinlich, daß das die Folge davon ist, daß sie nicht mehr orthotrop, sondern plagiotrop reagieren. Es gibt aber auch Organe, die sich immer plagiotrop verhalten. Als Prototyp derselben können wir die Laubblätter betrachten.

Die Laubblätter haben in der großen Mehrzahl der Fälle einen ausgesprochen dorsiventralen Bau, der darauf angelegt ist, daß die Oberseite normalerweise von intensiverem Licht getroffen wird, als die Unterseite. Die Lichtstellung des Laubblattes tritt nun am klarsten hervor, wenn wir uns zunächst an den einfachen Fall halten, daß diffuses Licht einseitig oder wenigstens auf der einen Seite stärker einfällt als auf der anderen. Kommt z. B. das stärkste diffuse Licht senkrecht von oben her, was im Walde nach WIESNERS (1899) Untersuchungen die Regel ist, so stellen sich die Blattflächen genau horizontal. Fällt es aber horizontal ein, so werden sich die Blätter, je nach ihrer Stellung am Stengel, recht verschieden verhalten müssen, wenn sie möglichst viel Licht auffangen wollen. Man wird aber im wesentlichen vier verschiedene Stellungen unterscheiden, in denen sich ein Blatt zu einer seitlichen Lichtquelle befinden kann:

Entweder ist es auf der vorderen beleuchteten, oder auf der beschatteten hinteren Kante inseriert, oder auf der rechten oder der linken Flanke. Die Bewegungen dieser Blätter verlaufen nach FRANK (1870) folgendermaßen: „Die an der Lichtkante stehenden Blätter krümmen sich, so daß ihre Oberseite konvex wird; das Blatt neigt sich nach unten und kehrt schließlich seine Fläche dem Licht zu. Dasselbe erreicht ein Blatt auf der Schattenseite dadurch, daß es auf der Oberseite konkav wird, sich also nach aufwärts krümmt. Die seitlichen Blätter können die optimale Lichtlage offenbar durch Krümmungen in der Ebene nicht erreichen, sie machen daher Torsionen, welche die Lamina vertikal stellen, so daß der eine Rand nach oben, der andere nach unten schaut, während die Fläche senkrecht zum Licht steht.“ Nicht alle Pflanzen verhalten sich in dieser Weise. An der in Fig. 157 abgebildeten Calystegia ist zu sehen, daß die seitlich und rückwärts stehenden Blätter ihre Stiele so lange drehen und krümmen, bis die Blattlamina in die gleiche Position zum Licht gelangt ist, wie bei den vorn stehenden. — Wenn endlich die Beleuchtung die Unterseite des Blattes trifft, so tritt eine Torsion von 180° ein und stellt die normale Lichtlage her. Diesen Fall kann man im Freien an den Blättern der Trauerbäume beobachten, man kann ihn auch bei anderen Pflanzen durch Beleuchtung von unten (mittels Spiegel) jederzeit experimentell herstellen.



Fig. 157. Sproß von Calystegia, der einseitiger, von rechts oben kommender Beleuchtung ausgesetzt war.

An welcher Stelle des Blattes nun die heliotropischen Bewegungen ausgeführt werden, das richtet sich ganz nach dem Bau und der Wachstumsverteilung des Blattes. Meistens sind es b a s a l e Teile, seien diese als Blattstiel differenziert oder auch schon Teile der Lamina. Besondere Beachtung verdienen die Blätter mit langen Stielen, denn hier zeigt ja schon der Winkel, der eventuell zwischen Stiel und Fläche besteht, daß diese beiden Komponenten des Blattes nicht gleichartig auf die äußeren Kräfte reagieren; der Blattstiel neigt zu einer mehr aufrechten, die Lamina zu einer mehr wagerechten Lage. Daß trotzdem die Bewegung des Stieles keine selbständige ist, sondern daß sie von der Lamina diktiert wird, werden wir später sehen. Sind die Blätter zusammengesetzt, so werden im allgemeinen, wenigstens von einem gewissen Alter an, die heliotropischen Bewegungen von den einzelnen B l ä t t c h e n ausgeführt.

Die heliotropischen K r ü m m u n g e n sind leicht verständliche Wachstumserscheinungen; dagegen sind wir über die Mechanik der T o r s i o n e n noch ganz unaufgeklärt. Man hatte lange Zeit geglaubt, sie kämen nur dadurch zustande, daß eine Reihe von äußeren Faktoren, nämlich Licht, Schwerkraft, Eigengewicht der Organe, deren jeder einzeln für sich zu K r ü m m u n g e n führt, bei gleichzeitiger Einwirkung T o r s i o n e n verursacht; allein die Erfahrungen der neueren Zeit haben sichergestellt, daß Torsionen auch dann auftreten können, wenn von äußeren Faktoren allein das Licht einwirkt. So hat VOECHTING (1888) nachdrücklich erklärt, daß bei den Blättern

der Malvaceen rein heliogene Torsionen zustande kommen. SCHWENDENER und KRABBE (1892) sahen diese freilich bei der großen Mehrzahl der Laubblätter auf dem Klinostaten nicht eintreten, wohl aber konnten sie dieselben mit Sicherheit bei gewissen Blütenstielen nachweisen. Auf eine Diskussion der verschiedenen Möglichkeiten, weshalb jedenfalls häufig bei einseitiger Beleuchtung auf dem Klinostaten keine Torsionen ausgeführt werden, können wir uns hier nicht einlassen. — Wenn von äußeren Faktoren das Licht zur Erzielung von Torsionen genügt, so könnte immer noch ein innerer Faktor (NOLLS [1885/87] Exotropie) mitbeteiligt sein, worüber die Entscheidung noch ausstehen dürfte. Sollten aber die Torsionen überhaupt nicht als Resultante zweier Krümmungen aufgefaßt werden können (SCHWENDENER und KRABBE 1892), so ständen wir der Mechanik ihres Zustandekommens völlig verständnislos gegenüber. Nur das eine scheint festzustehen, daß es sich nämlich auch bei den Torsionen im allgemeinen um Wachstumsvorgänge handelt.

Freilich gilt das nicht in allen Fällen. Eine nicht geringe Zahl von Blättern vermag, wie wir früher gesehen haben, in besonderen Gelenken, ohne Wachstum, nur durch Turgoränderung, geotropische Bewegungen auszuführen, und dieselben Gelenke sind dann auch zu heliotropischen Aktionen befähigt. Bei Robinia Pseudacacia z. B. stehen die Hauptblattstiele und ihre Gelenke im großen und ganzen ziemlich fest, während die Fiederblättchen tagsüber in fortwährender Bewegung sind. Bei schwachen Lichtintensitäten kehren dieselben Stellungen wieder, wie wir sie bei den durch Wachstum vermittelten Blattbewegungen kennen gelernt haben; nehmen wir also der Einfachheit wegen an, der Hauptblattstiel stehe genau horizontal, und das stärkste diffuse Licht falle von oben ein, so finden wir sämtliche Foliola in der Horizontalen ausgebreitet; fällt aber das Licht in der Richtung des Blattstieles von vorn ein, so drehen sich die Blättchen im Gelenk um 90°, so daß sie also ihre Flächen vertikal richten, senkrecht zum Licht. Eine ganz neue Erscheinung tritt uns aber entgegen, wenn wir starkes Licht, direkte Sonnenstrahlen, von oben auf das Blatt einfallen lassen. Unter diesen Umständen erheben sich die horizontal stehenden Fiederblättchen, und je zwei einander gegenüberstehende bilden anstatt Winkel von 180°, solche von 90 oder noch weniger Graden, indem sie die Oberseiten nähern. Auch bei einer beliebigen anderen Lage im Raum machen die Fiederblättchen derartige Bewegungen, daß sie dem Licht einen geringeren Einfallswinkel bieten oder gar ihm eine Kante zukehren. Wir haben also hier zwei extreme Stellungen, eine „Flächenstellung“, die schwaches Licht möglichst ausnützt, und eine „Profilstellung“, die starkes Licht am Organ vorbeigleiten läßt. Ob nun das starke Licht an sich schädigend wirkt, oder ob nur die zu starke Transpiration vermieden wird, jedenfalls sind die Bewegungen zweckmäßige. Insbesondere sind auch die Mittelstellungen zweckmäßig, denn sie gestatten offenbar, eine der Lichtintensität angepaßte Lichtquantität aufzufangen.

Die Blätter ohne Gelenke sind nun aber nicht imstande, fortwährend ihre Stellung zu ändern, sie nehmen, solange sie wachstumsfähig sind, eine bestimmte fixe Lichtlage an, und diese wird im allgemeinen nicht durch das direkte Sonnenlicht, sondern durch das stärkste diffuse Licht bestimmt; die Blattflächen stellen sich zu diesem senkrecht. Eine solche Stellung garantiert dem Blatt

jedenfalls an trüben Tagen oder an schattigem Standort das Auffangen einer maximalen Lichtmenge; andrerseits scheint das direkte Sonnenlicht, schon weil es im Laufe des Tages fortwährend seine Richtung ändert, diese Blätter jedenfalls nie zu schädigen. Bei gewissen Pflanzen, den sog. Kompaßpflanzen (Stahl 1881), wird aber die fixe Lichtlage tatsächlich durch das direkte Sonnenlicht bedingt. Diese Pflanzen, zu denen unter den einheimischen Lactuca Scariola gehört, haben an schattigem Standort die gewöhnliche Blattorientierung, an exponierten Lokalitäten aber machen ihre Blätter derartige Krümmungen und Drehungen, daß sie ihre Lamina vertikal und zwar nach Süden oder nach Norden wenden; die Blätter sind demnach um die Mittagszeit in Profilstellung, am Morgen und am Abend dagegen in Flächenstellung zu den einfallenden Sonnenstrahlen. Für die nach Norden oder Süden am Stengel inserierten Blätter genügt eine basale Torsion, um sie in die Profilstellung zu bringen; dagegen haben die nach Osten oder Westen zu stehenden kompliziertere Bewegungen auszuführen, um in vertikale Nord-Südlage zu gelangen, denn sie begnügen sich nicht etwa damit, durch einfache Aufwärtskrümmung sich mit ihrer Oberseite dem Stengel anzupressen, sondern sie krümmen sich auch in der Mittelrippe nach Norden oder nach Süden.

Die Blätter der Kompaßpflanzen sind im ausgebildeten Zustand nicht dorsiventral gebaut, ihre Ostseite hat die gleiche Struktur wie die Westseite. Bilateraler Bau und im Zusammenhang damit vertikale Stellung der Blattfläche kommt nun sehr häufig vor; es sei an Iris und viele neuholländische Akazien und Myrtaceen erinnert. Bei Iris dürfte die Vertikalstellung des Blattes, wenngleich eine Orientierung zu einer bestimmten Himmelsrichtung mit ihr nicht verbunden ist, doch dahin führen, daß die hellsten Strahlen der Sonne, mindestens im Hochsommer und in südlichen Ländern, nicht so voll auf die Lamina auftreffen, als das bei Horizontallage der Fall wäre; dagegen müssen wenigstens einzelne Blätter der Myrtaceen und Akazien, die ja nicht zum Erdboden, sondern zu dem tragenden Zweig vertikal orientiert sind, von der vollen Mittagssonne senkrecht getroffen werden. Es ist demnach zweifelhaft, ob hier die Stellung des Blattes als ein Schutz vor zu großer Insolation betrachtet werden kann. Möglich, daß diese Blätter überhaupt nicht vom Licht beeinflußt werden. Ganz sicher ist das der Fall bei manchen radiär gebauten Blättern, z. B. denen der Kiefer, von Sedum acre etc., deren fixe Lage derartig ist, daß ebenso häufig die Oberseite wie die Unterseite den stärksten Lichtgenuß hat.

Von weiteren Angaben, insbesondere über den tatsächlichen Lichtgenuß der Blätter verschiedener Typen, sowie über das Verhältnis des Lichtgenusses auf der Oberseite zu dem der Unterseite müssen wir absehen, und wir wollen aus den reichen diesbezüglichen Studien J. Wiesners (1899) nur noch eine Tatsache herausheben. Wiesner zeigte nämlich, daß es neben den Blatttypen, die durch ihre Stellung einem Uebermaß von Licht vorbeugen (Gelenkblätter, Kompaßpflanzen), auch noch andere gibt, die durc[illegible] Form ähnliches erzielen. Es läßt sich experimentell nachwei[illegible] auf ein ebenes Blatt stets mehr Licht auffällt, als [illegible] konvex gekrümmtes, und dementsprechend ist anz[illegible] verbreitete Erscheinung unebener Blattflächen als [illegible] Insolation zu deuten ist.

In de[illegible] dorsiventralen, helio-

tropischen Organen müssen wir uns sehr beschränken. Wir sehen also von den Blüten ab (NOLL 1885/87, SCHWENDENER 1892) und behandeln nur noch gewisse Organe, die nicht schon von Haus aus dorsiventral sind, sondern bei denen die Dorsiventralität durch äußere Faktoren induziert wird. Die Keimpflanze des Kürbisses ist orthotrop und positiv heliotropisch; wenn sie eine gewisse Größe erreicht hat, tritt hart über den Kotyledonen eine scharfe Krümmung auf, die nach der Lichtquelle hin erfolgt, aber nicht zur Ruhelage in der Richtung des Lichtes führt, sondern den epikotylen Sproß horizontal stellt; er wächst dann in dieser Richtung weiter und wird auch äußerlich dorsiventral, wenn auf der Unterseite Wurzeln entstanden sind (CZAPEK 1898b). Ein Seitenstück zu dem Verhalten des Kürbissprosses finden wir bei Hedera Helix (SACHS 1879, S. 272). Hier ist der Keimsproß negativ heliotropisch und wächst bald in ungefähr wagerechter Richtung fort. Keimpflanzen von Hedera und Cucurbita bei einseitiger Beleuchtung nebeneinander stehend müssen demnach ihre Sprosse nach entgegengesetzter Richtung wenden; man sieht also dem fertigen plagiotropen Sproß noch die Abkunft vom orthotrop negativ- bezw. positiv-heliotropischen Keimling an. Auch bei Hedera treten auf der Unterseite Luftwurzeln hervor, es ist aber bekannt, daß die einmal induzierte Dorsiventralität keine inhärente ist, daß es vielmehr jederzeit gelingt, am Zuwachs eine beliebige Flanke zur Bauch- oder zur Rückenseite zu machen, wenn man sie beschattet oder beleuchtet; vermutlich wird es sich mit Cucurbita ähnlich verhalten. Auf dem Klinostaten bleiben beide Pflanzen bei allseits gleicher Beleuchtung orthotrop. Also streng dorsiventrale Sprosse sind das überhaupt nicht, sie werden, wenn sie aus der Ruhelage herausgebracht sind, diese nicht unter allen Umständen durch Krümmung oder Drehung wieder zu erreichen suchen, sondern sie werden sich auch durch Veränderung ihrer Struktur der neuen Lage anpassen.

Ganz anders verhält sich Marchantia. Die Brutknospe, aus der man sie zu kultivieren pflegt, ist bilateral, und die stärker beleuchtete Seite derselben wird zur Oberseite des Thallus; die einmal hergestellte Dorsiventralität läßt sich aber durch Wechsel der Beleuchtung nicht mehr umkehren. Auf eine Veränderung der Lichtrichtung reagiert deshalb die Pflanze im wesentlichen wie ein Laubblatt; FRANK hat schon hervorgehoben, daß nicht nur einfache Krümmungen, sondern auch Torsionen den Thallus in seine alte Lichtstellung zurückführen (vgl. SACHS 1879, CZAPEK 1898a). — An dieser Stelle wären endlich noch diejenigen Seitenzweige zu nennen, die der Anlage nach radiär sind, die aber unter dem Einfluß des einseitigen Lichteinfalles, gerade so wie durch die Schwerkraft (S. 538) dorsiventral werden. Es können dabei die Blattinsertionen unverändert bleiben, und nur die Blattstiele oder Blattbasen eine Drehung der Lamina auf die Flanke bewirken (Acer, Abies), oder es treten (z. B. bei Cornus mas u. a.) heliogene Stammtorsionen auf, die schließlich denselben Dienst tun, wenn sie den Ansatzpunkt des Blattes auf die Flanken führen.

Unsere Musterung der heliotropischen Erscheinungen war aus zwei Gründen eine flüchtige. Für die orthotropen Organe wäre eine ausführlichere Behandlung überflüssig, weil hier alles im wesentlichen klar ist, für die plagiotropen aber ist sie nicht zu geben, weil die Erscheinungen hier kompliziert sind, und die Untersuchungen im

einzelnen noch sehr viel zu wünschen übrig lassen. Das Gesagte wird aber genügen, um als Vorbereitung zu dienen für die wichtigeren allgemeinen Fragen, zu denen wir uns nun wenden.

Wir haben jetzt die Vorgänge bei heliotropischen Bewegungen etwas näher ins Auge zu fassen, um womöglich einen Einblick in den Verlauf der Reizung zu gewinnen. Unsere Kenntnisse über den Reizvorgang haben sich sehr wesentlich erweitert, seitdem von Darwin (1881) gezeigt ist, daß in gewissen Fällen die heliotropische Bewegung an einer Stelle ausgeführt wird, die von dem Ort, wo das einseitige Licht einwirkt, ziemlich weit entfernt sein kann. Nachdem dann Rothert (1894) Darwins Versuche kritisch wiederholt und erweitert hat, gehört dieses Gebiet zu den genauest studierten in der ganzen Pflanzenphysiologie. Um gleich recht charakteristische Verhältnisse zu bekommen, betrachten wir die Keimlinge von Setaria oder einer anderen Graminee aus der Gruppe der Paniceen. Wie bei allen Gramineen ist hier ein erstes scheidenförmiges Blatt oberhalb des Scutellums ausgebildet, das wir der Einfachheit halber als Kotyledon bezeichnen wollen. Dieser ist von spindelförmiger Gestalt und erreicht seine definitive Länge von 3—6 mm in kurzer Zeit, während das darunterliegende etwas schlankere Stengelglied, das Hypokotyl, eine größere Wachstumsdauer hat und 5—6 cm lang werden kann. In Keimlingen von einem gewissen Alter ist demnach der Kotyledon völlig ausgewachsen, das Hypokotyl noch in starkem Zuwachs begriffen. Während zu Anfang das Wachstum des Hypokotyls in seiner ganzen Ausdehnung erfolgt, finden wir später die Basis fertig ausgebildet und den stärksten Zuwachs unmittelbar unter der Spitze. Beleuchtet man einen derartigen Keimling einseitig, so tritt eine scharfe heliotropische Krümmung an der Spitze des Hypotokyls auf und rückt allmählich soweit abwärts, als es das Wachstum erlaubt (Fig. 158). Diese Krümmung tritt aber nur dann ein, wenn der Kotyledon einseitig beleuchtet ist, mag das Hypokotyl dabei im Licht oder im Dunkeln sich befinden. Verdunkeln wir den Kotyledon und lassen Licht einseitig auf das Hypokotyl fallen, so tritt keine heliotropische Bewegung auf. Demnach ist nur der Kotyledon imstande, den Lichtreiz aufzunehmen, und nur das Hypokotyl kann die Krümmung ausführen; die Erregung, die das Licht im Kotyledon verursacht, muß also zum Hypokotyl geleitet werden, und nur auf solche zugeleitete Erregung tritt eine Krümmung ein. Wir haben also hier ein ausgesprochenes Organ zur Aufnahme des Lichtreizes, den Kotyledon, und, wie Rothert zeigte, ist die Spitze desselben ganz besonders empfindlich; wir haben andrerseits ein räumlich vom Perzeptionsorgan getrenntes Bewegungsorgan, das Hypokotyl, und in diesem fehlt die Perzeption völlig. Wir müssen aus diesem Verhalten ferner den Schluß ziehen, daß die Perzeption und die Erregung, die wir S. 524 als identisch betrachteten, hier zwei verschiedene Vorgänge sind; sie müssen auf differenten Eigenschaften des Protoplasmas beruhen, und müssen auch insofern voneinander unabhängig sein, als zwar auf die Perzeption stets eine Erregung folgt

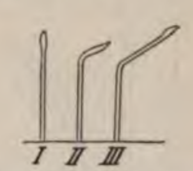


Fig. 158. Setaria viridis. Keimlinge. *I* Ein gerader etiolierter Keimling mittleren Alters. *II* Derselbe heliotropisch gekrümmt. *III* Derselbe nach längerer einseitiger Beleuchtung. Nach Rothert (1894). Fast nat. Größe.

(direkte Erregung), andrerseits aber nicht jede Erregung die direkte Folge einer an der betreffenden Stelle eingetretenen Perzeption sein muß, da Erregung auch zugeleitet werden kann (indirekte Erregung). Man könnte nun aus unserem Versuche den Schluß ziehen, diese beiden Arten von Erregung seien grundverschiedene Vorgänge, denn nur nach indirekter, zugeleiteter Erregung, nicht aber nach der direkten, trete bei den Paniceen eine Reaktion ein. Wenn wir aber beachten, daß im jungen Kotyledon auf die direkte Erregung hin eine Krümmung erfolgt, wird es uns zur Gewißheit, daß die Erregungsvorgänge im Kotyledon zu allen Zeiten identisch sind mit denen im Hypokotyl, und wir werden das Ausbleiben der Krümmung des Kotyledons im späteren Entwicklungszustand einzig und allein auf das Erlöschen seines Wachstums zurückführen.

Mit dem Jugendzustand von Setaria vergleichbar sind die Verhältnisse, die wir bei den meisten Gramineen (den Poaeoideen) antreffen. Hier wird das Hypokotyl nicht entwickelt. Der Kotyledon nimmt dafür um so beträchtlichere Dimensionen an. Er perzipiert in seiner ganzen Ausdehnung einseitigen Lichteinfall, aber die Erregung und demgemäß die Reaktion ist am energischsten, wenn die Spitze einseitig beleuchtet wird. Diesen Schluß kann man aus mehreren Tatsachen ableiten. Schon der Verlauf der gewöhnlichen heliotropischen Krümmung spricht dafür. Betrachten wir diese z. B. bei Avena (Fig. 159), so zeigt sich ihr Beginn unmittelbar unter der Spitze (*b*); nach $3^1/_2$ Stunden (*c*) hat sie schon das ganze Organ ergriffen; später streckt sich die Spitze (nach mancherlei auch zu Rückkrümmungen führenden Oszillationen, die vermutlich autotropischer Natur sind) wieder gerade, und die Krümmung lokalisiert sich, unter Verminderung des Radius, an der Basis (*d*). Untersucht man nun die Verteilung des Wachstums im Keimling, so zeigt sich das Maximum etwa in einer Entfernung von 5 bis 10 mm von der Spitze, und von diesem Punkt aus tritt nach oben hin eine sehr rapide, nach unten hin eine ganz allmähliche Abnahme ein. Demnach beginnt also die heliotropische Krümmung hier nicht in der Zone des stärksten Zuwachses, sondern gerade in einer sehr schwach wachsenden Region, und daraus folgt, daß an der Spitze die Erregung eine größere sein muß als weiter unten, denn bei gleich großer Erregung müßte ja offenbar in der stärkst wachsenden Zone die Krümmung zuerst beginnen. Zum gleichen Schluß über die Verteilung der heliotropischen Empfindlichkeit kommen wir auch auf anderem Wege. Heliotropische Krümmung tritt bei Avena ein, wenn wir den ganzen Kotyledon, oder nur seine Basis, oder nur seine Spitze einseitig beleuchten. Der Effekt ist aber in den drei Fällen nicht identisch; am frappantesten tritt das hervor, wenn wir durch eine geeignete Hülle aus schwarzem Papier, deren Form aus Figur 160 *I* hervorgeht, dafür sorgen, daß das Licht auf das obere Ende des Keimlings

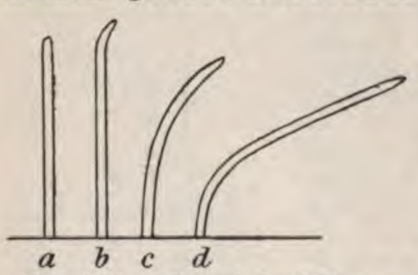


Fig. 159. Heliotropische Krümmung bei Avena. Nach ROTHERT. $1^1/_2$ der nat. Größe. Aus DETMERS Praktikum. *a* Bei Beginn des Versuchs, *b* nach $1^1/_2$ Stunden, *c* nach $3^1/_2$, *d* nach $9^1/_2$ Stunden.

nur von rechts, auf das untere nur von links fällt. Nach 5/4 Stunden haben sich die Teile des Keimlings dem Lichteinfall entsprechend gebogen, das Ganze hat **S**-Gestalt. Nach fünf Stunden (Fig. 20 *II, III*) aber hat die vom Spitzenteil basalwärts gewanderte Erregung die Linkswendung der Basis aufgehoben oder sogar in Rechtswendung übergeführt; die zugeleitete Erregung ist also stärker als die lokal entstandene. Die Region der Spitze, in welcher die Wirkung des Lichtes so besonders ausgeprägt ist, beschränkt sich auf wenige, höchstens 3 mm. — Aus den mitgeteilten Beobachtungen folgt zwingend, daß die Erregbarkeit der Basis des Keimlings (gemessen an der Reaktion) keine geringere ist, als die der Spitze, daß demnach die Perzeption schwächer sein muß; wenn wir also von geringerer Empfindlichkeit reden, so meinen wir damit den Perzeptionsvorgang und nicht die Erregung oder gar die Bewegung; aber es dürfte wohl auf verstärkte Perzeption allgemein größere Erregung folgen, doch kann trotz größter Erregung die Bewegung, wie wir sahen, ganz ausbleiben. — Was wir über die Transmission des Reizes bei den Gramineen wissen, soll alsbald in anderem Zusammenhange besprochen werden. Hier soll nur erwähnt sein, daß diese Leitung zweifellos im lebenden Parenchym erfolgt (ROTHERT 1894, FITTING 1907). Man wird vermuten dürfen, daß die Protoplasmaverbindungen den Uebertritt von einer Zelle zur nächsten vermitteln. Den eigenartigen fibrillären Strukturen, die NĚMEC (1901) beschrieben hat, dürfte indes keine besondere Rolle bei der Leitung der Erregung zufallen (HABERLANDT 1901).

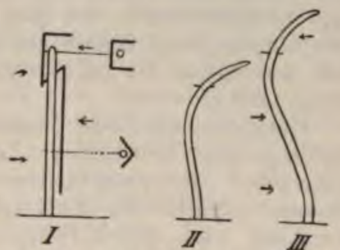


Fig. 160. *I* Schema der Verdunklungsvorrichtung für einen Avenakeimling. Die Pfeile geben die Lichtrichtung an. *II* und *III* Ergebnis des Versuches nach 5 Stunden. Ein horizontaler Strich markiert die Grenze der beiden verschieden gerichteten Lichtwirkungen. *II* Die Rechtskrümmung ist auch auf den Basalteil übergegangen. *III* Der Keimling ist im oberen Ende nach rechts, im unteren nach links gekrümmt. Nach ROTHERT (1894, S. 17 u. 59).

Von den anderen Beispielen, die für die Trennung von Perzeption und Reaktion bei heliotropischen Erscheinungen oder wenigstens für die ungleiche Erregung und die Leitung der Erregung an andere Orte bekannt geworden sind, wollen wir noch die Malvaceenblätter erwähnen, deren Verhalten durch VOECHTING (1888) klargestellt wurde. Wir haben hier eine Spreite, die im allgemeinen keine aktiven Bewegungen macht, und wir haben an sie direkt anschließend ein Gelenk, daß durch Turgorschwankungen Krümmungen ausführt, und endlich den Stiel, der Wachstumsbewegungen zeigt. Der Kürze wegen beschränken wir uns auf die Betrachtung der Bewegungen des Gelenkes. Diese können in ihm selbst induziert sein, oder sie können auf von der Lamina hergeleitete Erregung folgen.

Wirkt einseitige Beleuchtung nur auf das Gelenk ein, so benimmt sich dieses ungefähr wie ein positiv heliotropischer Stengel, wenn es sich krümmt, so erteilt es dadurch der Blattlamina ...dere Neigung. Die Blattfläche aber beeinflußt das Gelenk ...es sie senkrecht zum einfallenden Licht stellt. Als nun

VOECHTING (1888) Gelenk und Blattfläche durch eine geeignete Versuchsanordnung in Antagonismus brachte, zeigte sich, daß das Gelenk durch die von der Lamina her übermittelten Impulse viel mehr dirigiert wird, als durch die direkte Reizung; die letztere wird also durch eine zugeleitete entgegengesetzte Reizung völlig überwunden. — Nach den Erfahrungen HABERLANDTS (1905) ist auch bei anderen Pflanzen, z. B. Tropaeolum, Humulus etc. die Perzeption der Blattlamina für die Bewegung des Stieles maßgebend. Wahrscheinlich (KOHL 1894) beruht auch der negative Heliotropismus mancher Wurzeln auf einer Perzeption in der Spitze. Nicht überall aber ist ein besonderes Organ für die Perzeption des Lichtreizes ausgebildet, oder findet die Perzeption am Orte der Bewegung weniger intensiv statt als anderswo — es gibt auch Pflanzenteile, die in der Motionszone anscheinend ebensogut perzipieren wie anderwärts, doch kann auch bei ihnen die heliotropische Erregung fortgeleitet werden (ROTHERT 1894).

Nachdem uns nun namentlich die Betrachtung der Gramineenkeimlinge klar gemacht hat, daß bei einer heliotropischen Krümmung mindestens vier verschiedene Prozesse auseinander gehalten werden müssen, nämlich die Perzeption, die Erregung, die Fortleitung der Erregung und die Krümmung, hätten wir jetzt diese Prozesse im einzelnen zu betrachten, soweit der gegenwärtige Stand unseres Wissens das erlaubt. Also zunächst die Perzeption. Bei der Schwerkraft konnten wir wenigstens mit Bestimmtheit sagen, daß die erste rein physikalische Wirkung in der Pflanze eine Gewichtswirkung auf das sensible Protoplasma sein muß. Wir kamen zu diesem Schluß, weil man die Wirkung der Schwerkraft durch die Zentrifugalkraft ersetzen kann. Das Licht aber können wir zurzeit durch kein anderes Agens ersetzen, und so können wir auf diesem Wege hier nicht zu Schlüssen kommen. Man könnte ja freilich glauben, das Licht wirke auch nicht anders, als die Schwere, nämlich rein mechanisch. Auszuschließen ist diese Möglichkeit jedenfalls nicht, denn nach MAXWELL muß in einem Medium, in welchem eine Lichtwelle sich fortpflanzt, in der Richtung der Fortpflanzung ein Druck herrschen, der ungefähr 0,5 mg auf den Quadratmeter beträgt. Die Existenz dieses Druckes ist neuerdings von LEBEDEW (1901) experimentell erwiesen. Abgesehen von seiner geringen Größe sprechen aber auch andere Umstände dagegen, daß die heliotropische Perzeption mit diesem Druck zusammenhängt. Wahrscheinlicher ist die Vermutung, daß das Licht zu chemischen Veränderungen führt. An einen Prozeß, der der Silbersalzzersetzung ähnlich ist, darf man freilich nicht denken, weil die roten Strahlen, die gar keine photographische Wirkung ausüben, in WIESNERS Versuchen heliotropisch wirksam waren. Möglich wäre es indes, daß der Heliotropismus im Rot eine Erscheinung für sich ist, die dem später zu behandelnden Thermotropismus an die Seite gestellt werden muß (Vorl. 36), und dann könnte dem Heliotropismus im engeren Sinn in der Tat eine Lichtwirkung zugrunde liegen, die wir kurz als photographische bezeichnen dürften. Andrerseits wäre es aber gewiß auch denkbar, daß bestimmte chemische Reaktionen gerade durch diejenigen Strahlenarten begünstigt würden, die WIESNER heliotropisch wirksam fand.

Einstweilen läßt sich mit der Vermutung, daß das Licht beim Heliotropismus chemisch wirksam sei, weiter nichts anfangen. Sollte

sie aber einmal bewiesen werden können, so wäre damit gesagt, daß die Pflanze überhaupt nicht auf das Licht, sondern auf eine chemische Wirkung desselben reagiert, der Heliotropismus wäre ein spezieller Fall des Chemotropismus (Vorl. 36), und er würde sich damit weit vom Geotropismus entfernen, bei welchem, wie wir gesehen haben, die von der Schwerkraft erzielte Gewichtswirkung zur Perzeption gelangt. Daß geotropische und heliotropische Perzeption nicht identisch sind, ergibt sich übrigens auch aus ihrer ganz verschiedenen Abhängigkeit von äußeren Umständen, insbesondere vom Sauerstoff. So hat CORRENS (1892) gezeigt, daß Helianthuskeimlinge bei Anwesenheit der kleinsten Spuren von Sauerstoff noch geotropische Krümmungen ausführen konnten, während für heliotropische Bewegungen ein sehr viel größerer Sauerstoffgehalt der Luft (ca. 1 Proz. der normalen Menge) nötig war; die geotropische Bewegung erlosch erst, als das Wachstum zum Stillstand kam, es ist daher möglich, daß hier die Perzeption vom Sauerstoff ganz unabhängig ist, während eine heliotropische Perzeption nur bei relativ großer Sauerstoffmenge zustande kommt. Andrerseits hat RICHTER (1906) gezeigt, daß die sog. „Laboratoriumsluft" die Geoperzeption aufhebt, während die Photoperzeption zum mindesten nicht verschwindet, vielleicht sogar gesteigert wird.

Wenn nun auf Lichteinfall eine heliotropische Erregung in der Pflanze folgen soll, so muß das Licht, wie wir gesehen haben, einseitig auf die Pflanze einwirken. Wir nennen das Licht das Reizmittel beim Heliotropismus; seinen einseitigen Einfall bezeichnen wir als Reizanlaß. Gerade wie wir die geotropische Krümmung durch kontinuierliche Drehung der Pflanze am Klinostaten unterdrücken können, so können wir auch die heliotropische Reaktion verhindern, wenn wir die Pflanze oder die Lichtquelle rotieren lassen. So gut aber wie auf dem Klinostaten eine Geoperzeption erfolgt, so wird auch in der allseitig beleuchteten Pflanze eine Lichtperzeption stattfinden. Der Perzeption wird eine Erregung, der Erregung eine Reaktion folgen; da diese aber — beim orthotropen Organ — allseits gleich ausfallen wird, so kann es nicht zur Krümmung kommen. Fragen wir nun nach der näheren Bedeutung des einseitigen Lichteinfalles, so ist diese von verschiedenen Autoren verschieden aufgefaßt worden. SACHS (vgl. MÜLLER-THURGAU 1876 und SACHS, Vorlesungen) legte den Schwerpunkt darauf, daß die Lichtstrahlen den Pflanzenkörper in schräger Richtung durchsetzen. Er nahm an, daß ein orthotropes Organ dann in heliotropischer Ruhelage sei, wenn die Lichtstrahlen in der Richtung seiner Achse einfallen, während die plagiotropen Organe einen bestimmten Winkel zu den Lichtstrahlen einnehmen. — Von anderer Seite (DARWIN 1881, OLTMANNS 1892) wurde betont, daß es auf eine ungleiche Lichtintensität an verschiedenen Stellen der Pflanze ankomme. — Keine der beiden Ansichten ist bisher in exakter Weise begründet worden, und es ist überhaupt fraglich, ob man die Pflanze in solche Bedingungen bringen kann, daß differente Teile ungleich hell gehalten werden können, ohne daß vom helleren zum dunkleren Lichtstrahlen gehen. Wenn demnach zur Zeit oder vielleicht überhaupt niemals eine Entscheidung zwischen den beiden Anschauungen getroffen werden kann, so ist es doch auf Grund einiger neuerer Versuche FITTINGS (1907) möglich, eine Vorstellung abzuweisen, die auch wir früher vertreten

die Vorstellung nämlich, daß der „Reizanlaß" für die heliotropische Krümmung in der ungleichen Helligkeit liege, die an verschiedenen Flanken des Perzeptionsorgans herrsche. Insbesondere glaubten wir, daß ein Avenakeimling, dessen eine Hälfte, sagen wir z. B. die linke Hälfte, verdunkelt ist, würde eine Krümmung nach rechts machen, wenn die rechte Hälfte gleich stark von vorn und hinten beleuchtet sei. Ein Versuch FITTINGS macht das sehr unwahrscheinlich. Wenn man nämlich die Kotyledonarspitze von Avena der Länge nach spaltet und nun die eine Hälfte verdunkelt, die andere zweiseitig beleuchtet, so erfolgt keine Krümmung, weder in der Spitze selbst noch in der dunkel gehaltenen Basis. Dagegen erfolgt bei einseitigem Lichteinfall auf den halben Kotyledo stets Krümmung im Sinne der Lichtrichtung, und es ist dabei völlig gleichgültig, ob die andere Hälfte verdunkelt oder ganz entfernt worden ist. Auch die verdunkelte Basis krümmt sich in diesem Falle im Sinne des auf die Spitze einfallenden Strahles, einerlei, ob dieser die Außenseite, die Innenseite oder eine Flanke des Kotyledonarteils trifft. Weiterhin konnte FITTING dann noch zeigen, daß die Reiztransmission zur verdunkelten Basis mit kaum verminderter Geschwindigkeit und in sonst ganz normaler Weise erfolgt. wenn man an benachbarten Stellen des Kotyledons von zwei entgegengesetzten Seiten durch Einschnitte bis über die Mitte den geradlinigen Gewebezusammenhang unterbricht. Daraus geht hervor, daß die Reizleitung ebenso leicht quer wie längs erfolgt, und man kann sich mit FITTING nur die Vorstellung bilden, daß durch den einfallenden Lichtstrahl eine Polarisation der Zellen oder der Zellteile des Perzeptionsorgans erfolgt, die sich dann abwärts auf alle anderen Zellen fortsetzt. Worin aber diese Polarisation besteht, ob etwa in der Anordnung bestimmter Plasmateile oder in der Anhäufung gewisser chemischer Substanzen, die an den durch den Lichtstrahl geschaffenen Polen differente Beschaffenheit haben müßten, das wissen wir nicht. Jedenfalls geht aber aus all den angeführten Versuchen mit Evidenz hervor, daß die Reaktion in der verdunkelten Kotyledonarbasis nicht etwa dadurch zustande kommt, daß von zwei ungleich erregten Teilen der Spitzen aus geradlinig abwärts der Konkavseite eine andere Erregung erteilt wird als der Konvexseite.

Zu einer derartigen Vorstellung hatte man aber kommen können, wenn man die Versuche MASSARTS (1888) ins Auge faßte. MASSART hat Sporangienträger von Phycomyces von zwei Seiten her ungleich stark beleuchtet und hat bestimmt, bei welcher Differenz der Lichtintensitäten eine Krümmung nach der stärker beleuchteten Seite eintrat. Das war der Fall, wenn die Helligkeiten etwa im Verhältnis von 100 zu 118 differierten. Dieses Verhältnis blieb bei verschiedenen absoluten Lichtintensitäten immer gleich. Damit hat MASSART die Gültigkeit des sog. WEBERschen Gesetzes über die Beziehung zwischen Reizgröße und Empfindung, das wir bei anderen Reizerscheinungen noch ausführlicher zu besprechen haben, für den Heliotropismus erwiesen, und somit hat er eine früher schon von PFEFFER (1884) ausgesprochene Vermutung bestätigt. Weitere Untersuchungen sind aber noch dringend nötig, um zu zeigen, ob dieses Verhältnis wirklich für alle Lichtintensitäten gilt; uns erscheint das wenig wahrscheinlich. Wie dem auch sein mag, jedenfalls ist die MASSARTsche Versuchsanstellung nicht mit einem gewöhnlichen heliotropischen Versuch zu vergleichen. Bei MASSART wirken, gerade wie bei der intermittierenden

geotropischen Reizung, zwei antagonistische Reize auf die Pflanze, und nur wenn ein für die Pflanze wahrnehmbarer Unterschied zwischen beiden besteht, kann sie dem stärkeren folgen. Bei der gewöhnlichen einseitigen Beleuchtung dagegen dürfen wir nach dem oben Gesagten nicht in der Differenz der Beleuchtung von Vorder- und Hinterseite die Reizursache erblicken. In diesem Falle haben wir es also nur mit einem einzigen Reiz zu tun.

Eine neue Vorstellung über den Reizanlaß bei der heliotropischen Krümmung verdanken wir HABERLANDT (1905). Bei manchen Blättern tragen die Epidermiszellen kegelförmige Papillen, die nach Art von Sammellinsen das einfallende Licht so brechen, daß ein mittleres Feld der Epidermisinnenwand heller beleuchtet wird als der Rand. Diese Differenz soll nach HABERLANDT den heliotropischen Reizanlaß geben, derart, daß das Blatt in Ruhelage ist, wenn der Lichtkreis in der Mitte der Zelle sich befindet, und daß es zu einer Bewegung gereizt wird, wenn der Lichtkreis exzentrisch ist. Es ist nicht ganz leicht, diese Hypothese auf orthotrope Organe zu übertragen; das hat außerdem auch keinen rechten Sinn, da selbst die lichtempfindlichsten orthotropen Organe wie die Gramineenkeimlinge keine papillöse Epidermis besitzen. Auch zeigen FITTINGS eben angeführte Versuche deutlich genug, daß die Epidermisinnenseite des Kotyledons oder auch eine beliebige, durch Verwundung freigelegte Parenchymzelle genau die gleiche Rolle bei der Aufnahme des heliotropischen Reizes spielt, wie normalerweise die Außenepidermis. Daß nun beim Laubblatt die Epidermis der Oberseite gerade von maßgebender Bedeutung ist, bleibt zu beweisen. Daß sie nicht bei allen lichtempfindlichen Blättern papillös ist, ist bekannt. Auch hat KNIEP (1907) gezeigt, daß, wenn man die Sammellinsen der Epidermis durch einen Ueberzug mit Paraffinöl in Zerstreuungslinsen verwandelt hat, die Blätter noch gerade so heliotropisch reagieren wie zuvor, obwohl jetzt in der Ruhelage die Zellmitte dunkler sein muß als der Rand. HABERLANDT (1906, 1907) hat die Linsenwirkung der Epidermis durch Bedecken des Blattes mit Wasser ganz ausgeschaltet und fand dann die heliotropische Empfindlichkeit gewisser Blätter aufgehoben. Weitere Studien müssen wohl noch zeigen, ob das die Folge einer Schädigung durch das Wasser oder der Aufhebung der Linsenwirkung war.

Was nun auch der spezielle Reizanlaß für die heliotropische Krümmung sein mag, so muß derselbe eine gewisse Zeit hindurch gewirkt haben, ehe als Nachwirkung die Krümmung erfolgt. Wie beim Geotropismus kann man daher auch beim Heliotropismus eine Präsentationszeit bestimmen. Sie beträgt nach CZAPEK (1898 a) für den Kotyledon von Avena und für Phycomyces 7 Minuten; für das Hypokotyl von Sinapis alba und Beta vulgaris 10 Minuten; für das Hypokotyl von Helianthus 20, für das Epikotyl von Phaseolus 50 Minuten. Da sich aber die CZAPEKschen Angaben für die geotropische Präsentationszeit als zu hoch erwiesen haben, so könnte das auch hier der Fall sein. Ob und inwieweit die Präsentationszeit von der Lichtintensität abhängt, ist noch nicht untersucht. Dagegen wissen wir, daß auch intermittierende Lichtreize schließlich zur Krümmung führen. Nach PFEFFER (Phys. II, S. 621) genügen Lichtblitze von kürzester [illegible] bei genügender Intensität, um schließlich durch Summatio[illegible] heliotropischen Krümmung zu führen, und die Ruhezeit [illegible] Einzelreizen können hier 15—30mal solange

währen als die Reize. Nach WIESNER (1880) würde sogar die Summe der Einzelreize unter der Präsentationszeit für den kontinuierlichen Reiz bleiben dürfen — die intermittierende Reizung wäre also wirkungsvoller als die kontinuierliche; doch das muß nachuntersucht werden.

Wenn wir oben hervorhoben, daß die geotropische Perzeption von der heliotropischen verschieden sei, so können wir das von der Erregung, die nach Ablauf der Präsentationszeit eingetreten ist, nicht sagen. Es ist wohl möglich, daß diese nach beiden Reizen identisch ist, wie ja auch der Krümmungsvorgang in beiden Fällen der gleiche sein kann. In welcher Weise eine eventuelle Leitung der Erregung stattfindet, das ist uns ebenfalls ganz unbekannt. Ueber den Weg, den sie einschlägt, ist oben schon das nötige gesagt worden; hinzuzufügen wäre noch, daß sie auf eine einzige Richtung, nämlich auf die basale beschränkt ist.

Nachdem wir jetzt die heliotropischen und die geotropischen Bewegungen kennen gelernt haben, handelt es sich darum, Einsicht zu gewinnen in die Bewegungen, die bei gleichzeitigen oder in kurzem Intervall einander folgenden Licht- und Schwerereizen ausgeführt werden. Da müssen wir vor allem hervorheben, daß die Pflanze häufig nicht die Stellung einnimmt, die sich als Resultierende aus der angestrebten geotropischen bezw. heliotropischen Krümmung ergeben würde. Das sei an einigen Beispielen erläutert (CZAPEK 1895):

1. Fällt auf normal orientierte Pflanzen einseitiges Licht horizontal ein, so stellen sich manche direkt in die Lichtrichtung ein (Phycomyces, Pilobolus, Vicia sativa), andere (Lepidium, Avena) bilden einen kleinen Winkel mit ihr; wieder andere (Phaseolus, Helianthus) weichen nur wenig von der Vertikallage ab. Der Beginn der heliotropischen Krümmung erfolgt überall zur gleichen Zeit wie auf dem Klinostaten; die heliotropische Ruhelage wird aber allgemein viel später erreicht.

2. Fällt horizontales Licht auf eine schon wagrecht liegende Pflanze, so ist das Endergebnis dem vorigen ähnlich: Phycomyces und Pilobolus wachsen horizontal weiter; Avena und viele andere Keimlinge wachsen unter 20° mit der Horizontalen; Helianthus und Ricinus finden unter 45°, Cucurbita unter 50° ihre Ruhelage.

3. Wird auf die horizontal liegende Pflanze Licht vertikal von unten her geworfen, so wachsen Avena und Phycomyces senkrecht nach unten; andere bleiben horizontal; wieder andere (Helianthus) krümmen sich unter 45° nach oben.

4. Empfängt schließlich eine invers aufgestellte Pflanze das Licht direkt von unten, so findet z. B. Helianthus seine Ruhelage bei 45° nach unten; andere Pflanzen wachsen weiter vertikal abwärts.

In diesen Resultaten spricht sich zunächst einmal eine Verschiedenheit der Pflanzen in der Hinsicht aus, daß offenbar bei einigen immer der Geotropismus, bei anderen der Heliotropismus siegt. Das ist insofern ganz begreiflich, als wir ja schon wissen, daß die Reizstimmung für die Schwere durch Licht beeinflußt werden kann (S. 536); ebenso gut wird aber auch die heliotropische Stimmung durch Schwerewirkung geändert werden können. Gewiß kommen aber vielfach noch ganz andere Faktoren bei den beobachteten Gleichgewichtslagen in Betracht. So vor allem die durch die Laboratoriums-

luft hervorgerufene Aufhebung der Geoperzeption. Die Versuche von Molisch (1905) und Richter (1906), die diesen Einfluß aufgedeckt haben, machen unseres Erachtens eine völlig neue Untersuchung der Frage nach dem Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus, und zwar von Grund aus notwendig. Denn daß Czapek (1895), dem wir die letzten eingehenden Studien auf diesem Gebiete verdanken, in einer sehr unreinen Luft gearbeitet haben dürfte, geht aus seinen eigenen Angaben (1906) hervor. Da sich nicht übersehen läßt, welche Rolle dieser Faktor in anderen Studien gespielt hat, so scheint es uns nicht zweckmäßig, auf die bisher vorliegenden Erfahrungen von Mohl (1856), Müller-Thurgau (1876), Voechting (1888), Noll (1892) einzugehen und an ihrer Hand eine Erörterung der Frage zu versuchen, ob eine eventuelle Beeinflussung der beiden Richtkräfte schon bei der Perzeption, bei der Erregung oder erst bei der Reaktion anzunehmen sei.

Vorlesung 36.

Thermotropismus und andere Tropismen.

Mit der Behandlung von Geo- und Heliotropismus sind die Orientierungskrümmungen noch nicht erschöpft, denn es gibt außer Schwerkraft und Licht noch eine ganze Anzahl von Reizen, die zu Richtungsbewegungen führen. Am engsten schließt sich an das Licht die Wärme an, da auch sie eine besondere Form von Bewegung ist. Wenn Wiesner (1878) heliotropische Krümmungen durch rotes und namentlich durch ultrarotes Licht konstatierte, so können wir da mit demselben Recht von Thermotropismus reden; denn Lichtstrahlen, die eine Lösung von Jod in Schwefelkohlenstoff passiert haben, nennt man dunkle Wärmestrahlen. Positive Krümmungen durch diese erzielte Wiesner z. B. bei Vicia sativa und bei der Kresse. — In ausgedehnterem Maße suchte dann Wortmann (1883) thermotropische Krümmungen bei den Sporangienträgern von Phycomyces und bei Keimpflanzen von Lepidium, Linum, Zea nachzuweisen. Er benutzte als Wärmequelle eine große, senkrecht stehende Metallplatte, die angeheizt war und von ihrer berußten Vorderfläche die Strahlen abgab. Eine Nachuntersuchung der Wortmannschen Experimente durch Steyer (1901) zeigte indes, daß seine Versuchsanordnung keine glückliche war; in eigenen exakten Versuchen Steyers ergab sich für Phycomyces denn auch durchaus kein Anzeichen von Thermotropismus, und von Keimpflanzen erwies sich Lepidium bei hohen Temperaturen positiv, bei niederen negativ thermotropisch. Die näheren Angaben über Keimpflanzen fehlen aber bei Steyer; es können also erst eingehende Untersuchungen volle Klarheit bringen. Immerhin wissen wir doch mit Sicherheit, daß ein positiver Thermotropismus bei Sprossen existiert, denn Voechting (1890) hat gezeigt, daß die Blütenstiele von Anemone stellata nur deshalb dem Lauf der Sonne folgen, weil sie positiv thermotropisch sind. Daß

Heliotropismus hier ausgeschlossen ist, ergibt sich ohne weiteres aus dem Umstand, daß diese Bewegungen auch unter einem dunklen Rezipienten fortgesetzt werden, wo sich die Blütenstiele in jedem Moment nach dem von der Sonne am meisten erwärmten Punkt hinkrümmen. Anemone nemorosa und Tulipa silvestris dürften sich ähnlich verhalten.

Genauere Untersuchungen aber liegen ferner über Wurzeln vor, die nach WORTMANN (1885), wenn sie in Wasser oder in feuchter Luft wachsend einseitig erwärmt werden, keine Krümmungen ausführen, bei Kultur in Sägespänen dagegen sehr auffallend thermotropisch sind. Die Reizbewegung erfolgt also bei Wärmeleitung, nicht aber bei Strahlung. WORTMANN brachte das Sägemehl in einen Zinkblechkasten von 6 cm Breite, dessen eine Längswand durch in der Nähe aufgestellte Gasflammen auf ca. 40° C erwärmt wurde, während die andere durch fließendes Wasser auf ca. 9° C gehalten werden konnte. In den Sägespänen fand also in einer Ausdehnung von 6 cm ein Temperaturabfall von 30° statt, also auf 1 cm im Durchschnitt rund 5° C. Es war demnach an jeder in diesem Medium wachsenden Wurzel notwendigerweise die eine Seite wärmer als die andere; die Wurzeln befanden sich aber außerdem, je nach ihrer Lage, im ganzen in einer hohen oder niedrigen Temperatur. Die auftretenden thermotropischen Krümmungen zeigten nun erhebliche Differenzen, insofern sie in der hohen Temperatur negativ, in der niedrigen positiv waren. Dieses Resultat erinnert auffallend an die OLTMANNSschen Phycomycesversuche, bei denen die heliotropische Krümmung je nach der Lichtintensität positiv oder negativ ausfiel. Wie dort bei einer mittleren Lichtintensität Indifferenz eintrat, so werden wir solche auch für eine mittlere Temperatur bei den Wurzelversuchen erwarten dürfen. In der Tat fand WORTMANN bei Ervum Lens von 27,5° C an aufwärts bis zu 50° nur negative Krümmungen, von 26° an abwärts bis zu 12° nur positive Reaktion; bei der „Grenztemperatur" von 27° trat teils positive, teils negative, teils auch gar keine Reaktion ein. Für Pisum lag die Grenztemperatur bei 32°, für Zea Mays noch höher, nämlich bei ca. 38°. In anderen Fällen (Phaseolus) konnten nur negative Krümmungen erzielt werden.

Weitere Versuche mit Wurzeln verdanken wir J. AF KLERCKER (1891), der den Ablenkungswinkel der gekrümmten Wurzeln von der Vertikalen nach Vollendung der Reaktion gemessen hat und z. B. bei Pisum folgende Resultate erhielt (Mittelwerte aus 28 Versuchen):

Temperatur	26—29°	29—32°	32—35°	35—38°	38—41°
Ablenkung	8,9°	12,9°	27,2°	38,4°	43,9°

Es handelt sich hier nur um negative Krümmungen, und man sieht sofort, daß der Reiz offenbar mit der Temperatur beträchtlich zunimmt: entsprechend müßte man bei den positiven Krümmungen eine Zunahme des Reizes mit Entfernung von der Grenztemperatur beobachten. Eine solche trat denn auch bei Sinapis alba sehr deutlich hervor, denn während bei 24—29° C Winkel von nur 2,4° erzielt wurden, traten bei 19—24° C solche von 19° auf. Daß mit weiterem Abfall der Temperatur die Reizung wieder abnimmt, ist nach Analogie mit der heliotropischen Kurve (S. 550) von vornherein wahrscheinlich: KLERCKER fand auch bei Sinapis für 14—19° C nur 10,5°. Eine vollständige Kurve von den höchsten bis zu den tiefsten

Temperaturen für ein einzelnes Objekt wäre hier lebhaft zu wünschen. Ueberhaupt könnten offenbar die Tatsachen des Thermotropismus noch etwas solider fundiert werden.

Wenn wir nun trotz des lückenhaften Zustandes unserer Kenntnisse nach dem Reizanlaß beim Thermotropismus fragen, so treten uns da ganz die gleichen Meinungsverschiedenheiten entgegen wie beim Heliotropismus. VAN TIEGHEM (1884), der zuerst auf den Thermotropismus aufmerksam gemacht hat, vertritt eine Theorie, die durchaus der DE CANDOLLES für den Heliotropismus entspricht. Er geht von den bekannten Tatsachen über die Wirkung der Wärme auf das Streckungswachstum aus (S. 360). Befindet sich der Pflanzenteil unterhalb des Optimums, so wird die wärmere Seite sich stärker verlängern als die andere, die Krümmung muß also negativ ausfallen; oberhalb des Optimums aber wird die kältere Seite stärker wachsen müssen, also eine positive Krümmung in der Richtung auf die Wärmequelle zu eintreten. Wie leicht einzusehen, entsprechen die bei den Wurzeln aufgedeckten Tatsachen dieser Forderung gar nicht, und deshalb hat WORTMANN (1885) die VAN TIEGHEMsche Theorie mit Recht abgewiesen. Sie könnte freilich in einzelnen Fällen dennoch zutreffen. So verdanken wir z. B. VOECHTING (1888) eine eingehende Untersuchung über Krümmungen an in Entfaltung begriffenen Knospen von Magnolia. Diese Krümmungen sind negative und kommen dadurch zustande, daß die besonnte Seite der Knospe stärker wächst als die beschattete. Daß es sich nur um die Wärme, nicht um das Licht handelt, hat VOECHTING evident erwiesen. Aber aller Wahrscheinlichkeit nach haben wir es hier nicht mit einer thermotropischen Reizbewegung zu tun. Man würde auch an anderen Organen, z. B. Früchten, wohl ähnliche Krümmungen erzielen können, wenn man dafür sorgte, daß sie einseitig schneller wachsen. Die Wärme wirkt hier nicht als spezifischer Reiz, sondern in der bekannten Weise als „formale Bedingung". Im allgemeinen aber trifft das nicht zu, und in einzelnen Versuchen WORTMANNS (1885) wuchsen gerade die Teile der Wurzel am stärksten, die sich bei einer Temperatur befanden, die, allseitig auf das Organ einwirkend, überhaupt kein Wachstum mehr erlaubt hätte (Temperaturen oberhalb des Maximums).

Nach Widerlegung der VAN TIEGHEMschen Anschauung nimmt WORTMANN an, daß es sich beim Thermotropismus um die Richtung handle, in der die Wärmestrahlen die Pflanze durchsetzen. Einen Beweis für diese Auffassung hat er aber durchaus nicht erbracht, und sie könnte überhaupt nur in solchen Fällen zutreffen, bei denen strahlende Wärme den Thermotropismus veranlaßt; bei den Wurzeln aber, in den Sägespänen, kann von einer bestimmten Strahlenrichtung gar keine Rede sein, hier erfolgt die Ausbreitung der Wärme in erster Linie durch Leitung; es existiert wohl eine Richtung des Temperaturabfalls, aber keine Strahlenrichtung. Soweit bekannt (vgl. VOECHTING 1888), läßt sich aber ein durch strahlende Wärme bedingter Thermotropismus von einem durch Wärmeleitung bedingten nicht unterscheiden. Wir werden also vermuten dürfen, daß in beiden Fällen der gleiche Reizanlaß vorliegt, und wir werden diesen in der ungleichen Temperatur verschiedener Teile der Pflanze suchen und annehmen, daß die Pflanze diesen Temperaturunterschied empfindet und auf ihn reagiert. D

wir aber nicht wissen, ob es sich da um eine Temperaturdifferenz an der einzelnen Zelle oder am ganzen Organ handelt, so läßt sich auch nicht sagen, wie groß diese Differenz sein muß, damit die Reizschwelle erreicht ist. Noch nicht untersucht ist ferner, wie die absolute Höhe der Temperatur die Reizschwelle beeinflußt, und wie der Reiz mit Steigerung der Temperaturdifferenz zunimmt. Hier liegt also ein offenes Feld für experimentelle Forschung.

Ueber die rein physikalische oder chemische Wirkung der Wärme, die zur Perzeption führt, wissen wir gar nichts. Daß etwa dem Thermotropismus die gleiche Perzeption zugrunde läge wie dem Heliotropismus, ist wenig wahrscheinlich. Schon eine von Wortmann konstatierte Tatsache beweist das Gegenteil: auch an dekapitierten Wurzeln treten thermotropische Krümmungen ein: die Wurzelspitze ist also jedenfalls nicht oder nicht ausschließlich Perzeptionsorgan, während wir ihr für den Heliotropismus diese Rolle wahrscheinlich zuerkennen müssen.

An die Wärme schließt sich naturgemäß die Elektrizität an, die sich einerseits in Form von Wellen, durch Strahlung, andrerseits durch Leitung ausbreitet. — Wenn auch gerade in neuerer Zeit gezeigt worden ist, daß strahlendes Licht, Wärme und Elektrizität nahe verwandte Energieformen sind, die sich nur durch die Länge bezw. die Schwingungsdauer ihrer Wellen unterscheiden, so darf man daraus doch nicht auf eine gleiche Wirkung bei der Pflanze schließen: denn gerade die Verschiedenheit in der Größe der Wellen, die im Fall des Lichtes verschwindend klein im Verhältnis zur Pflanze sind, dagegen im Fall von Elektrizität den Durchmesser einer Keimpflanze oder eines Phycomyces beträchtlich übertreffen, kann ganz erhebliche Differenzen für den Organismus bedeuten. Wir möchten deshalb auf diesem Gebiete aus der einzigen bis jetzt vorliegenden Experimentaluntersuchung (Hegler 1891), die bei Phycomyces einen „negativen Elektrotropismus“ konstatierte, noch keine Schlüsse ziehen und lieber ein reichlicheres Beobachtungsmaterial abwarten.

Viel umfassendere Untersuchungen als über die strahlende Elektrizität liegen über die strömende vor. Zuerst hat Elfving (1882) Krümmungen an Wurzeln beobachtet, wenn galvanische Ströme durch das Wasser geschickt wurden, in das sie eintauchten. Diese Krümmungen fielen bald positiv aus, d. h. die Wurzelspitze wandte sich dem positiven Pole zu, bald trat auch eine entgegengesetzte, also negative Krümmung auf. Schien nach den Angaben Elfvings die Krümmungsrichtung in erster Linie von der Natur der Pflanze abzuhängen, so konnte Brunchorst (1884) zeigen, daß sie von der Stromstärke abhängt. Ein starker Strom führt zu positiver, ein schwacher zu negativer Krümmung, mittlere Stromstärke wirkt nicht krümmend. Dieser mittlere Wert der Stromstärke ist aber nicht für alle Pflanzen gleich. — Auf den ersten Blick scheint hier ein Resultat vorzuliegen, das eine gewisse Aehnlichkeit mit der Veränderung des heliotropischen Reizeffektes durch die Lichtstärke hat. Diese Aehnlichkeit ist aber keine tiefere, denn wie Brunchorst gezeigt hat, sind die positiven „galvanotropischen“ Krümmungen überhaupt keine Reizerscheinungen, sondern sie kommen lediglich dadurch zustande, daß auf der positiven Seite der Wurzel das Wachstum durch den Strom geschädigt wird. Wahrscheinlich sind es die durch den Strom bewirkten chemischen Veränderungen, welche

erst wachstumshemmend und schießlich tödlich wirken; jedenfalls ist eine Wurzel, die positive Krümmung zeigte, immer nach spätestens 24 Stunden nicht nur einseitig, sondern völlig abgestorben. Die negativen Krümmungen dagegen scheinen wirkliche Reizerscheinungen zu sein, bei denen die Wurzelspitze als Perzeptionsorgan funktioniert. Noch weniger als beim Licht und der Wärme wird man bei der Elektrizität daran denken, daß für sie selbst ein Perzeptionsvermögen in der Pflanze ausgebildet sei; aller Wahrscheinlichkeit nach führt vielmehr eine Folge des Stromes zur Perzeption. Ob es sich dabei um eine einseitige Verletzung der Wurzelspitze handelt, wie GASSNER (1906) meint, oder um einseitige Ansammlung elektrolytischer Zersetzungsprodukte, wie BRUNCHORST (1884) und EWART (1905) annehmen, steht noch nicht fest. Im ersteren Fall wäre der Galvanotropismus dem Traumatotropismus (vgl. S. 575), im anderen Fall dem jetzt zu besprechenden Chemotropismus anzugliedern.

Eine ungleiche Verteilung gewisser löslicher Substanzen kann nun in der Tat Richtungsbewegungen veranlassen. Man hat sie chemotropische Bewegungen genannt, und sie sind ganz besonders bei Pilzen und Pollenschläuchen bekannt. Bei Pilzen sind sie für einige Mucorineen, ferner für Penicillium, Aspergillus und Saprolegnia durch MIYOSHI (1894a) festgestellt worden, doch waren lange vorher schon Erscheinungen bekannt, die nur als Chemotropismus gedeutet werden konnten. So hatte KIHLMANN (1883) gefunden, daß die Zellen von Isaria durch in der Nähe keimende Sporen der Melanospora parasitica von ihrer bisherigen Wachstumsrichtung abgelenkt werden und auf die Melanospora zuwachsen, und DE BARY (1884, S. 393) hatte vermutet, daß das Eindringen parasitischer Pilze in ihre Wirtpflanzen durch „chemische Reizung“ veranlaßt werde. Nach MIYOSHIS Forschungen kann nun gar kein Zweifel bestehen, daß chemotropische Bewegungen bei den Pilzen weit verbreitet sind (vgl. aber FULTON 1906) und allgemein dazu dienen, die Pilze in gute Nährsubstrate hinzuführen, wenn auch die chemotropische Anziehung nicht nur auf gute Nährstoffe beschränkt ist. Zum Nachweis des Chemotropismus verfuhr MIYOSHI in der Regel so, daß er Blätter, etwa die von Tradescantia, mit der zu untersuchenden Lösung injizierte und auf der befeuchteten Epidermis die Pilzsporen aussäte. Es diffundierte dann der injizierte Stoff aus den Spaltöffnungen nach außen, und wenn er positiv chemotropisch wirkte, krümmten sich die Pilzfäden in die Spaltöffnungen hinein, während sie z. B. nach Injektion des Blattes mit Wasser unbeeinflußt über die Spaltöffnungen wegwuchsen. Gleiche Resultate erhielt MIYOSHI, wenn er die Pilze auf fein durchlochte Glimmerblättchen aussäte, die einer chemotropisch reizenden Gelatineschicht aufgelagert waren. Endlich kamen auch kleine, mit der Lösung gefüllte Kapillaren in Anwendung, die in den Flüssigkeitstropfen einer gewöhnlichen Objektträgerkultur eingeschoben werden konnten und zu einer Diffusion des Reizstoffes in die Flüssigkeit führten. Die Pilzhyphen wuchsen dann in der Richtung des Diffusionsgefälles zur stärkeren Konzentration hin.

MIYOSHI untersuchte eine große Menge von Stoffen in verschiedener Konzentration und konnte feststellen, daß einige als gute, andere als mäßige Lockmittel anziehend wirken, während wieder andere niemals zu einer Anziehung, sondern stets zu einer Abstoßung wenn sie überhaupt eine Wirkung ausüben. Solche Repul-

sionen der Pilzzellen wurden bei Anwendung von freien organischen wie anorganischen Säuren beobachtet; sie wurden ferner erzielt durch Alkalien, Alkohol, gewisse Salze, wie Kalisalpeter, Magnesiumsulfat, weinsaures Kalium und Natrium, auch dann, wenn diese Stoffe in schwacher Konzentration geboten wurden. — Daß die guten Lockmittel sich nicht allen untersuchten Pilzen gegenüber gleich erweisen, erscheint begreiflich. Die Schimmelpilze verhalten sich untereinander sehr ähnlich; ihnen gegenüber weist die unter wesentlich anderen Bedingungen lebende Saprolegnia beträchtliche Unterschiede auf. Genauere Untersuchung von solchen Pilzen, die in ihrer Ernährung engbegrenzte Spezialisten sind, wird gewiß noch manche Besonderheiten bezüglich des Chemotropismus kennen lehren. Im allgemeinen sind Ammonverbindungen, Phosphate, Pepton, Asparagin, Zucker gute Lockmittel. Von anorganischen Stoffen wirkt besonders gut Ammoniumphosphat. Zuckerarten, zumal Traubenzucker und Rohrzucker, sind für die Schimmelpilze ein vorzügliches Lockmittel; Saprolegnia aber reagiert weniger darauf. Glyzerin und Gummi arabicum zeigten weder anziehende noch abstoßende Wirkung; ein Zeichen, daß die chemotropische Wirkung nicht nur vom Nährwert der Substanz abhängt. Das geht auch schon aus der repulsiven Wirkung des Kalisalpeters hervor, der doch vielfach Nährstoff ist.

Abgesehen von der spezifischen Wirkung der einzelnen Stoffe, die von ihrer chemischen Konstitution bestimmt wird, kommt aber auch die Konzentration der verwendeten Lösung in Betracht. Mucor stolonifer z. B. reagierte auf eine Zuckerlösung von 0,1 Proz. schon entschieden positiv, deutlicher aber auf eine 2-proz. Lösung. Die Reaktion trat noch besser ein, wenn die Konzentration zunahm; bei 15—30 Proz. wurde sie aber wieder schwach und bei 50 Proz. trat eine Repulsionswirkung ein. Es handelt sich also um eine genauere Bestimmung der „Grenzkonzentration“ zwischen positiver und negativer Reaktion und um die Feststellung der niedersten überhaupt noch reizenden Konzentration, also des Schwellenwertes. Die Angaben über repulsive Konzentrationen sind nur spärliche, weil sehr häufig, bevor Repulsion eintreten kann, schon Schädigungen sich geltend machen. Immerhin gibt Miyoshi (1894a) folgende an: Ammoniumphosphat in 10-proz. Lösung bei Saprolegnia, während 5 Proz. noch anziehen; Ammoniumchlorid 3 Proz. bei Saprolegnia (geringere Konzentrationen zweifelhaft); Rohrzucker 50 Proz. bei Schimmelpilzen, 20 Proz. bei Saprolegnia; Traubenzucker 50 Proz. bei Schimmelpilzen, 10 Proz. bei Saprolegnia; Fleischextrakt (der vermutlich vorzugsweise wegen seines Phosphatgehaltes wirkt) 20 Proz. bei Saprolegnia und einigen Schimmelpilzen, aber nicht bei den Mucorineen. Die Schwellenwerte der Attraktion fallen natürlich am niedrigsten für die besten Lockmittel aus. Der Schwellenwert des Fleischextraktes für Saprolegnia ist eine 0,005-proz. Lösung, der des Traubenzuckers für Mucor Mucedo beträgt 0,01 Proz., der des Ammonnitrates für denselben Pilz 0,05 Proz. So wie wir beim Heliotropismus neben dem Schwellenwert für einseitige Reizung auch einen solchen bei doppelseitiger ungleich starker Reizung feststellten, so hat Miyoshi auch für den chemotropischen Reiz untersucht, wie groß die Konzentrationsdifferenz sein muß, wenn derselbe Reizstoff von zwei Seiten auf eine Pilzzelle einwirkt.

Um eine bestimmte, aber auf beiden Seiten verschiedene Kon-

zentration dauernd zu erhalten, säte MIYOSHI die Pilzsporen auf ein Collodiumhäutchen, das in der Mitte durchlocht war und legte dieses zwischen zwei sich rechtwinklig kreuzende Streifen von Filtrierpapier. Wenn nun durch dieses Filtrierpapier beiderseits Ströme von verschiedener Konzentration liefen, so war die Konzentrationsdifferenz an den Keimschläuchen ungefähr konstant. Als Saprolegnia zwischen einer Zuckerlösung von 0,1 und 0,3 Proz. wuchs, fand keine Ablenkung der Hyphen statt; ebensowenig beim Verhältnis 0,1 zu 0,5 Proz.; wurde jedoch 0,1 Proz. auf der einen, 1 Proz. auf der anderen Seite geboten, so erfolgte eine positive chemotropische Krümmung. Auch bei höherer Konzentration war dasselbe Verhältnis herzustellen, wenn Reaktion erfolgen sollte; einer Lösung von 0,5 Proz. Zucker mußte eine von 5 Proz. gegenüberstehen. MIYOSHI glaubt aus diesen Versuchen schließen zu dürfen, daß allgemein die Lösung auf der einen Seite 10mal so stark sein muß, als auf der Gegenseite, wenn eine Krümmung eintreten soll (WEBERsches Gesetz, vgl. S. 562 und Vorl. 42). Es wird aber erst noch zu untersuchen sein, ob dieses Verhältnis auch noch in der Nähe der „Grenzkonzentration" gilt, und ob es auch bei den hohen Konzentrationen, die negative Krümmung veranlassen, zutrifft. Sehr wahrscheinlich ist das nicht; zudem kommen die Repulsionswirkungen bei höherer Konzentration allem Anschein nach wenigstens zum Teil auch durch osmotische Wirkung und nicht durch chemische zustande (MASSART 1889, vgl. Vorl. 42).

Es fragt sich nun, ob man die Erfahrungen, die MIYOSHI bei doppelseitiger Reizung gemacht hat, auch auf die Reizung, die im einfachen Diffusionsgefälle erfolgt, übertragen darf. Ist auch in diesem Fall die Ursache der Reizung darin gegeben, daß die dem Diffusionszentrum nähere Seite der Pilzhyphe an eine höhere Konzentration des Reizstoffes angrenzt, als die antagonistische Seite? Es ist kaum anzunehmen, daß in einem Diffusionsfeld mit stationärem Gefälle der Konzentrationsabfall so rapide erfolgt, daß auf zwei Seiten einer Pilzhyphe die Konzentration von 10 oder 5 auf 1 sinkt. Hier müssen also neue Untersuchungen Klarheit schaffen. — Worin der erste Akt der Perzeption besteht, das wissen wir auch beim Chemotropismus nicht; es ist nicht einmal bekannt, ob der reizende Körper in das Plasma eindringen muß oder ob auch nicht eindringende Körper reizen können (PFEFFER, Phys. II, 649).

Außer bei den Pilzen ist eine ausgezeichnete chemotropische Reizbarkeit noch bei Pollenschläuchen konstatiert (MOLISCH 1889, 1893, MIYOSHI 1894b, LIDFORS 1899).

Bringt man auf sterile Gelatine eine Samenknospe oder ein Stückchen von der Narbe, oder dem Griffel von Scilla patula, sät den Pollen derselben Pflanze auf die Oberfläche der Gelatine und hält das ganze Präparat dunkel und feucht, so sieht man regelmäßig die Pollenschläuche in der Richtung der Gewebestücke wachsen und eventuell in diese eindringen. Der Umstand, daß auch Pilze denselben Weg einschlagen, macht es wahrscheinlich, daß die Anlockung der Pollenschläuche nicht durch ganz besondere Stoffe zustande kommt, sondern etwa durch Zuckerarten oder andere häufig in der Pflanze vorkommende Körper. Da sich nun in der Narbe eine Glukose, in der Samenknospe ein Polysaccharid nachweisen läßt, so wird man wohl an Traubenzucker und Rohrzucker in erster Linie denken dürfen. In der Tat konnte MIYOSHI (1894b) zeigen, daß die Pollenschläuche auf

Rohrzucker und andere lösliche Kohlehydrate (Lävulose, Dextrose, Dextrin, Laktose) gut reagieren; die anderen für Pilze wirksam gefundenen Stoffe erwiesen sich hier aber als indifferent oder repulsiv. Mit der bei den Pilzen oben beschriebenen Methode stellte MIYOSHI auch Versuche über die Schwelle der Konzentrationsdifferenz an. Bei Agapanthus ergab sich eine chemotropische Krümmung immer dann, wenn auf der einen Seite die Konzentrationen mindestens 5mal so stark waren als auf der anderen; dies wurde bei Konzentrationen von 0,5 Proz., 1 Proz., 2 Proz. festgestellt.

Sehr bemerkenswert ist, daß MIYOSHI bei einer ganzen Menge von Pflanzen die Sekretion von Rohrzucker aus den Ovulis feststellte und die Pollenschläuche auf diesen Stoff reagieren sah; es kann demnach kein Zweifel bestehen, daß die Ovula der einen Pflanze den Pollen ganz fremdartiger anderer Pflanzen anlocken müssen. Das Experiment hat das denn auch in sehr vielen Fällen bestätigt. Wenn aber in der Natur ein Eindringen fremden Pollens vermieden ist, so wirken da andere Verhältnisse mit, auf die wir hier nicht eingehen können. Uebrigens darf man auch nicht glauben, daß alle Pollenschläuche nur auf Zuckerarten reagieren. In der Beziehung haben die Beobachtungen von LIDFORS (1899) die von MIYOSHI verbessert und ergänzt; er konnte nämlich zeigen, daß bei Narcissus Tazetta der anlockende Stoff kein Kohlehydrat sein kann, und nach vielen Bemühungen gelang es ihm endlich, in Proteinstoffen das chemotropisch wirksame Agens aufzudecken. Die Spaltungskörper des Eiweißes dagegen erwiesen sich als ganz unwirksam.

Außer bei den genannten Objekten tritt chemotropische Empfindlichkeit auch noch bei Wurzeln auf. Namentlich durch SAMMET (1905) und LILIENFELD (1905) ist das sichergestellt. Auf die einzelnen Stoffe, die hier positive oder negative Krümmung veranlassen, gehen wir aber nicht ein. Da zahlreiche Substanzen, die für die Wurzel ganz nutzlos sind, eine positive Krümmung verursachen, so dürfte der Chemotropismus für die Wurzel keine große biologische Bedeutung besitzen. Dagegen scheint er eine große Rolle bei der Auffindung der Oogonien durch die Antheridien bei Saprolegnia und bei der Kopulation der Konjugaten zu spielen.

Wir haben bisher nur flüssige bezw. gelöste Körper ihrer chemotropischen Wirkung nach betrachtet; es leuchtet aber ein, daß Gase ebensogut chemotropische Erfolge haben können, da auch sie durch Diffusion sich ausbreiten und auf verschiedenen Seiten des Pflanzenteils in verschiedener Konzentration vorhanden sein können. Chemotropische Krümmungen durch Gase sind denn auch tatsächlich von MOLISCH (1884) an Wurzeln, später auch an Pollenschläuchen (1893) beobachtet und mit dem besonderen Namen „Aerotropismus" belegt worden. Die Versuchsanordnung MOLISCHS schloß wohl eine Reizung durch ungleiche Luftfeuchtigkeit (Hydrotropismus, vgl. S. 573) nicht ganz aus (BENNET 1904), doch ist an der Existenz des Aerotropismus nach den Versuchen von SAMMET (1905) nicht zu zweifeln. Dieser Autor hat Wurzeln und Sprosse einerseits in ein Diffusionsgefälle von Gasen gebracht, andererseits hat er einseitig Massenströme von Gasen auf sie einwirken lassen. Es ergab sich, daß Wurzeln sowohl auf Sauerstoff, Kohlensäure, Wasserstoff als auch auf Alkohol-, Aether-, Ammoniak- etc. Dämpfe zunächst stets mit positiven Krümmungen reagieren, die aber z. B. bei Kohlensäure allmählich

negative übergingen. Die untersuchten Sprosse zeigten bei wendung von Kohlensäure und Sauerstoff keine Krümmungen, egen negative auf die oben genannten Dämpfe von Alkohol
Die biologische Bedeutung der ganzen Erscheinung ist recht blematisch. Da auch noch manche Differenzen zwischen den ultaten von MOLISCH, BENNET und SAMMET bestehen, so scheint erneute Bearbeitung der Frage wünschenswert.

MOLISCH sah aerotropische Bewegungen auch nach Entfernung Wurzelspitze eintreten und SAMMET hat das bestätigt; demnach ssen wir schließen, daß die Perzeption des Reizes in der Wachsnszone stattfindet, und darin liegt ein Unterschied gegenüber sog. hydrotropischen Krümmungen, die ebenfalls bei Wurzeln kommen und die sich in anderer Hinsicht den aerotropischen anschließen. Denn wie beim Aerotropismus handelt es sich h beim Hydrotropismus um die Perzeption der ungleichen Verung eines Gases, hier also des Wasserdampfes. SACHS demonerte 1872 den Hydrotropismus Wurzel in einer sehr einfachen ise (Fig. 161). Er überzog einen lrigen Zylinder aus Zinkblech seitig mit grobem Tüll, füllte mit feuchten Sägespänen und g den ganzen Apparat so auf, der aus Tüll bestehende Boden en Winkel von 30 bis 45° mit Horizontalen bildete. Dann den Erbsensamen in dem Apat ausgesäet, und die Wurzeln selben traten bald positiv geopisch wachsend aus den Sägenen durch die Tüllmaschen herin die Luft. „Ist diese nun Wasserdampf völlig oder beie gesättigt, so wachsen die irzeln senkrecht in die Luft hin-; ist dies jedoch nicht der Fall, die Luft zwar einigermaßen feucht, aber nicht gesättigt, so krümmen die aus den Maschen hervortretenden Wurzelspitzen seitwärts, sie die Unterseite der Sägespäne wieder erreichen. Nicht selten chsen sie an der schiefen Fläche angeschmiegt schief abwärts; zulen dringt die Wurzelspitze wieder durch die Maschen in die chten Sägespäne ein, um aber sofort wieder geotropisch abwärts biegen und dasselbe Spiel zu wiederholen; so kann sich eine irzel (Fig. 161, *mm*) in die Maschen des Tülls auf- und absteigend mlich einnähen."

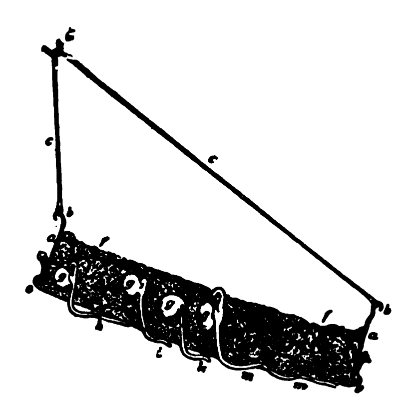


Fig. 161. Hydrotropismus der Wurzeln. Nach SACHS. Aus DETMERS kleinem physiol. Praktikum.

Daß der Reiz bei dieser positiven hydrotropischen Krümmung ch die Wurzelspitze aufgenommen wird, hat MOLISCH besen (1883). Er umhüllte die Wurzel mit feuchtem, dicht angendem Fließpapier, so daß nur die 1 mm lange Spitze herausaute. Wirkte dann auf diese eine psychrometrische Differenz ein, trat die positiv hydrotropische Krümmung gerade so ein, wie an auch die Wachstumszone ungleichem Wasserdampfgehalt an schiedenen Seiten ausgesetzt war. Später hat dann PFEFFER

(1894) diesen Versuch noch ergänzt, indem er zeigte, daß der Reiz nur in der Spitze perzipiert wird. Wird die Spitze allseitig feucht gehalten, so tritt keine hydrotropische Krümmung ein, gleichgültig unter welchen psychrometrischen Bedingungen sich die Wachstumszone befinden mag. Ob ein besonderer Nachdruck auf den Unterschied zwischen dem Aerotropismus und Hydrotropismus, die exquisite Spitzenperzeption im letzten Fall, den Mangel derselben im ersteren Fall zu legen ist, das müssen weitere Versuche entscheiden.

Hier erwähnen wir noch, daß der Hydrotropismus nicht auf Wurzeln beschränkt ist. Positiver Hydrotropismus ist z. B. auch bei den Wurzelhaaren der Marchantien nachgewiesen, negativer Hydrotropismus kommt bei einigen Keimsprossen, z. B. Linum (MOLISCH 1883) und Kartoffeln (VOECHTING 1902; vgl. aber SINGER 1903) vor, aber durchaus nicht bei allen; sehr verbreitet ist er dagegen bei den Pilzen (Mucor, Phycomyces, Coprinus). Durch eine besonders hohe hydrotropische Empfindlichkeit zeichnen sich die Sporangienträger von Phycomyces aus (WORTMANN 1881), und diese führt hier zu einigen eigenartigen Erscheinungen. Sät man Phycomyces auf einem Stück Brot aus, so bemerkt man, daß die Fruchtträger im Dunkeln nicht genau senkrecht stehen, obwohl sie geotropisch sind; sie bilden vielmehr ein divergierendes Büschel. Jeder einzelne Fruchtträger macht durch seine Transpiration die Luft in seiner unmittelbaren Umgebung feucht, und deshalb krümmen sich die benachbarten Fruchtträger etwas von ihm ab; in der ganzen Kultur muß sich diese gegenseitige Abstoßung eben in der erwähnten Divergenz der Fruchtträger äußern. Aber auch eine scheinbare Anziehung des Phycomyces durch gewisse feste Körper wie Eisen, die ELFVING (1890) für eine „physiologische Fernwirkung“ hielt, kommt durch Hydrotropismus zustande (ERRERA 1892 und 1906, STEYER 1901). Eisen ist hygroskopisch, und deshalb ist die Luft in der Nähe eines Eisenstabes etwas trockener als sonst; Phycomyces wendet sich negativ hydotropisch nach dieser trockeneren Stelle hin. Offenbar reagiert er auf sehr kleine psychrometrische Differenzen, doch liegen exakte experimentelle Nachweise hierüber noch nicht vor.

Auch auf dem Klinostaten zeigt Phycomyces ein eigenartiges Verhalten: die Sporangienträger stellen sich senkrecht zur Oberfläche des rotierenden Substrates, gerade als ob von dem Substrat eine radial wirkende Kraft ausginge; in Wirklichkeit ist die „Substratrichtung“ des Phycomyces auch nur auf den Hydrotropismus zurückzuführen, denn im absolut feuchten Raum verschwindet sie. Dabei ist zu bemerken, daß eine gewöhnliche feuchte Kammer kein absolut feuchter Raum ist und stets noch ein Gefälle in der Konzentration des Wasserdampfes aufweist, das groß genug ist, um Phycomyces zu einer Richtungsbewegung zu veranlassen. Es ist aber auch bei anderen Pflanzen, z. B. bei Lepidium sativum, auf dem Klinostaten eine bestimmte „Substratrichtung“ leicht zu beobachten; wird Lepidium auf einem Torfwürfel kultiviert, so stellen sich die Keimsprosse senkrecht zu den vier Würfelflächen, die der Klinostatenachse parallel sind: an den zwei anderen Flächen aber nehmen sie etwas schiefe Stellungen ein, indem sie der Achse ihre Konvexität zuwenden. Diese Stellungen können nicht durch Hydrotropismus erklärt werden, da ein solcher den Keimsprossen von Lepidium abgeht; wahrschein-

lich handelt es sich um Heliotropismus, der bei den Beleuchtungsverhältnissen, unter denen der Versuch gewöhnlich ausgeführt zu werden pflegt, durchaus nicht ausgeschlossen ist (Dietz 1888); im Dunkeln verschwindet dementsprechend die bestimmte „Substratrichtung“ völlig.

Wir schließen hier noch zwei weniger gut bekannte Tropismen an. Der Traumatotropismus ist zuerst von Darwin (1881) an Wurzeln gefunden worden. Wird der Vegetationspunkt (vgl. Spalding 1894) einer Wurzel einseitig durch chemische Agentien oder durch Hitze geschädigt, so tritt in der Wachstumszone eine Krümmung auf, die das Wurzelende von dem verletzenden Körper wegführt. Viel mehr ist über diesen Tropismus nicht bekannt; ob der Reizanlaß etwa in chemischen Vorgängen zu suchen ist, und ob diese Krümmung auch in der Natur eine Rolle spielt, wissen wir nicht (vgl. auch Fitting 1907).

Etwas besser sind wir über den Rheotropismus orientiert, der von Jönsson (1883) an Wurzeln entdeckt wurde; besonders findet er sich bei Keimwurzeln, doch ist er nicht auf diese beschränkt. Die betreffenden Wurzeln machen, wenn sie in strömendem Wasser kultiviert werden, eine Krümmung gegen die Richtung der Strömung (positiver Rheotropismus). Newcombe (1902 a) fand bei Cruciferenwurzeln, die am besten reagieren, die untere Reizschwelle bei einer Wassergeschwindigkeit von 2 cm in der Minute; optimale Erfolge erzielte er durch eine Geschwindigkeit von 100—500 cm; bei etwa 1000 cm treten gewöhnlich negative Krümmungen auf, doch scheinen diese rein mechanisch zustande zu kommen und keine Reizbewegungen zu sein. Aehnliche Zahlenangaben von Juel (1900) liegen für den Mays und Vicia sativa vor; aber der Rheotropismus ist keine Eigenschaft, die allen Wurzeln zukommt, und die individuellen Verschiedenheiten sind nach Angabe aller Autoren recht beträchtliche (vgl. auch Berg 1899).

Nachdem Juel (1900) gezeigt hatte, daß auch dekapitierte Wurzeln noch gut rheotropisch reagieren, suchte Newcombe (1902 b) wahrscheinlich zu machen, daß der Reiz hier sowohl in der Wachstumszone wie in der Spitze und sogar in älteren Teilen, bis zu einer Entfernung von 15 mm von der Spitze, aufgenommen werden kann. Wird schon hierdurch klar, daß der Rheotropismus nichts mit dem Hydrotropismus gemeinsam hat, was man ja auf den ersten Blick glauben könnte, so hat Juel noch durch besondere Versuche wahrscheinlich gemacht, daß der Druck des fließenden Wassers zur Perzeption führe. Demnach würden sich die rheotropischen Krümmungen an solche Bewegungen anschließen, die man nach einseitiger Berührung (Kontakt) an Wurzeln beobachtet hat. Diese sind freilich in der Regel wenig ansehnlich (Newcombe 1904) und deshalb wurden sie nach ihrer ersten Entdeckung durch Sachs (1873, S. 437) mehrfach geleugnet bezw. als traumatotrope Reaktionen gedeutet. Ausgesprochene Bewegungen nach Berührung werden wir aber in der nächsten Vorlesung bei anderen Objekten kennen lernen.

Wir haben jetzt tropistische Krümmungen auf eine große Anzahl von Reizen eintreten sehen. Wir müssen aber darauf verzichten, ein eventuelles Zusammenwirken mehrerer Reize zu besprechen, wie wir das bei Geo- und Heliotropismus versuchten.

Vorlesung 37.

Haptotropismus.

Es war am Ende der vorigen Vorlesung von Krümmungen die Rede, die an Wurzeln auf Berührung hin erfolgen. Solche haptotropische oder thigmotropische Bewegungen treten uns aber am allerauffallendsten bei den Rankenpflanzen (DARWIN 1876a, PFEFFER 1885, FITTING 1903) entgegen; denn diese Pflanzen bilden besondere Organe, eben diese „Ranken" aus, deren einzige Aufgabe es ist, durch haptotropische Krümmungen Stützen zu umfassen. Wie die Windepflanzen entbehren nämlich die Rankenpflanzen der genügenden Festigkeit, um selbständig aufrecht wachsen zu können, und sie benutzen deshalb irgendwelche feste Körper, in der Natur gewöhnlich tote oder lebende Pflanzen, als Stütze. Die Befestigung an der Stütze erfolgt durch Schraubenwindungen der Ranken. Da die Ranken gewöhnlich blattlose Seitenzweige oder spreitenlose Blattenden sind, so wird bei den Rankenpflanzen die Befestigung durch Seitenorgane übernommen, während der Hauptsproß gerade in die Höhe wächst. Schon hierin äußert sich eine auffallende Differenz gegenüber der Mehrzahl der Windepflanzen. Wichtiger noch ist ein anderer Unterschied: die windenden Stengel können nur mehr oder weniger lotrecht stehende Stützen von unten nach oben und in einer bestimmten Richtung (rechts oder links) umwinden, während die Ranken auch horizontale Stützen umfassen und ihre Schraubenwindungen ebensogut aufwärts wie abwärts, rechts wie links ausbilden. Das weist auf ganz **verschiedene physiologische Befähigungen** in den beiden **biologisch verwandten** Gruppen hin. In der Tat werden wir im folgenden diese Vermutung durchaus bestätigt finden.

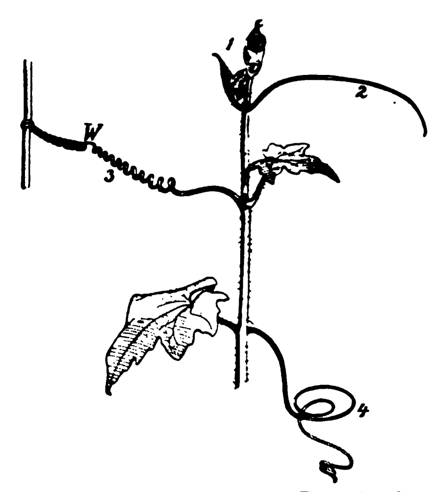


Fig. 162. Sproßende von Bryonia dioeca mit Ranken. *1* Jugendstadium, eingerollt. *2* Stadium der Reizbarkeit. *3* Nach Erfassen einer Stütze. *4* Alterseinrollung.

Gehen wir von den typischen Ranken aus, wie wir sie z. B. bei den Leguminosen, Cucurbitaceen oder den Passifloreen finden, so sind das lange, schlanke, biegsame Gebilde. Sie stehen bei Passiflora einzel
in den Blattachseln, bei den Cucurbitaceen dagegen seitl
dem Blatt, entweder einzeln oder zu mehreren auf eir
samen Träger (bezüglich der Morphologie der Cucurl
vgl. GOEBEL, Organographie, S. 610); bei den Legum

sie sich in der Regel am Ende eines Blattes. Der Querschnitt der Ranke ist manchmal kreisförmig, vielfach aber weicht er auch von der Kreisform ab und ist abgeplattet. Gewöhnlich weist schon die anatomische Untersuchung (vgl. O. MÜLLER 1887) eine deutliche Dorsiventralität nach: man unterscheidet Ober- und Unterseite, rechte und linke Flanke. Aber auch wenn diese anatomisch nicht different sind, muß man aus anderen Gründen auf Dorsiventralität schließen. Sehr häufig sind die Ranken, wenn sie aus der Knospe treten, zu einer Spirale eingerollt; die „Unterseite" ist dann stets konvex. Alsbald fangen sie sehr lebhaft an zu wachsen und erreichen unter Geradestreckung in wenigen Tagen ihre definitive Länge. In dieser Zeit machen sie eigenartige Bewegungen, sog. rotierende Nutationen durch, die an die kreisende Bewegung der Schlingpflanzen erinnern, aber autonomer Natur sind und deshalb hier nicht eingehend behandelt werden können (Vorl. 40). Erwähnt sei nur, daß die Ranke dadurch, daß eine Kante stärker wächst als die anderen, schwach gebogen wird, und daß sie dann, weil das stärkere Wachstum successive fortschreitend immer neue Kanten erfaßt, ungefähr einen Kegelmantel beschreibt. Anfangs ist die Achse des Kegels steil aufwärts gerichtet, allmählich senkt sie sich tiefer und tiefer bis weit unter die Horizontale, und in dieser Lage hören endlich die revolutiven Nutationen auf. Das Wachstum, das sich in dieser Zeit vollzieht, ist ein sehr ansehnliches, denn die ganze Ranke kann sich bei geeigneten Bedingungen in einem Tag um 50—90 Proz. verlängern, und in einzelnen Zonen übersteigt die Verlängerung sogar 100 Proz. Das Wachstum ist interkalar, es tritt keine Verlängerung an der Spitze mehr auf. Es ist am intensivsten in der unteren Rankenhälfte und dauert hier auch länger an als an der Spitze. Nach etwa 3—5 Tagen scheint die Ranke ausgewachsen zu sein; genauere Messungen zeigen aber, daß sie sich doch noch schwach, nämlich um 0,5—2 Proz. in 24 Stunden verlängert. Hat dieses schwache Wachstum einige Tage gedauert, so tritt von neuem ein verstärktes Wachstum ein, das aber niemals die hohen Werte von früher erreicht, und das auch stets ein ungleichseitiges ist; die Oberseite der Ranke wächst stärker, die Ranke rollt sich zu einer Spirale oder zu einer Schraube ein, deren Konkavseite dementsprechend die Unterseite wird. Diese Einrollung beginnt in der Regel in der Mitte oder im unteren Teil der Ranke, und schreitet dann nach der Spitze vor.

Die spezifische Reizbarkeit der Ranken, die Fähigkeit, eine Stütze zu umschlingen, beginnt erst, wenn sie etwa $^1/_3$ bis $^1/_4$ ihrer definitiven Länge erreicht haben, und sie läßt sich noch nachweisen, während die spontane Einkrümmung erfolgt; sie hört aber auf, wenn die Ranke ganz ausgewachsen ist. Wollen wir verstehen, wie die Umschlingung der Stütze durch die Ranke zustande kommt, so müssen wir zuvor die Einkrümmungen studieren, die an der Ranke durch eine vorübergehende, kurze Berührung mit einem festen Körper eintreten. Wird z. B. die Ranke von Passiflora oder von Cyclanthera pedata mit einem Stückchen Holz oder mit einem Pinsel auf der Unterseite einmal gerieben, so erfolgt schon nach wenigen Minuten, ja unter Umständen nach einigen Sekunden (Cyclanthera 5—7 Sekunden, Passiflora ›s 25—30 Sekunden) eine starke Einkrümmung, ein Konkav- berührten Unterseite, das so rasch fortschreitet, daß es ıit dem Auge verfolgt werden kann. Eventuell schon

nach 30 Sekunden, bei langsamer reagierenden Ranken natürlich erst später, ist diese Krümmung beendet, und bald darauf sieht man sie wieder flacher werden und schließlich ganz verschwinden; stets erfordert die Ausgleichung der Krümmung viel mehr Zeit als ihre Bildung.

Für den Erfolg ist es nicht gleichgültig, an welcher Stelle der Ranke die Berührung ausgeführt wird. Bleiben wir zunächst bei der Unterseite, so zeigt sich diese nicht in ihrer ganzen Ausdehnung gleich empfindlich. Bei gleich starker Reizung erfolgt auf Berührung im oberen Drittel der Ranke die Bewegung viel rascher als in der Mitte; und an der Basis, wo das Wachstum am stärksten ist, bleibt jeder sichtbare Erfolg einer Reizung aus. An den Flanken nimmt die Empfindlichkeit ebenfalls von der Spitze nach der Basis zu ab, sie ist hier aber überhaupt geringer als an der Unterseite; auch an den Flanken wird die gereizte Stelle stets zur Konkavseite, ihre Krümmung wird aber bei gleich starker Reizung geringer, und sie erfolgt langsamer als an der Unterseite. Wird endlich die Oberseite gereizt, so erfolgt meistens gar keine Krümmung. Dies trifft aber nicht bei allen Ranken zu; vielmehr krümmen sich die Ranken von Cobaea scandens, Eccremocarpus scaber, Cissus discolor etc. bei Berührung der Dorsalseite ebenso intensiv, wie bei Reizung der Ventralseite; daß aber auch sie physiologisch dorsiventral sind, werden wir später noch erfahren. Man hat nun mit Darwin (1876a) die Ranken der zuletzt genannten Pflanzen als „allseits empfindliche" bezeichnet und ihnen die anderen als „einseits empfindliche" gegenübergestellt. Wir verdanken aber Fitting (1903) den Nachweis, daß auch die Dorsalseite der „einseits empfindlichen" einen Berührungsreiz aufnimmt, wenn sie auch nicht mit einer Krümmung antwortet. Die Tatsachen, aus denen Fitting diesen Schluß ziehen konnte, sind die folgenden: Wird eine beliebige Ranke an einer reagierenden Seite nur auf eine kurze Entfernung hin mit dem Holzstäbchen gestrichen, so erfolgt die Einkrümmung nur an der gereizten Stelle selbst und pflanzt sich von ihr aus beiderseits um 2—5 mm fort. Reizt man also an zwei Stellen, die etwa $1^1/_2$—2 cm voneinander entfernt sind, so erhält man zwei Einkrümmungen, die durch eine gerade Zone getrennt sind. Reizt man die ganze Seite von der Basis bis zur Spitze, so rollt sich die Ranke, an der Spitze beginnend, zu einer Spirale auf. Wird nun aber bei den „allseits empfindlichen" Ranken eine Seite gereizt und gleichzeitig oder kurz nachher auch die Gegenseite, so bleibt jeder Krümmungserfolg aus, wenn die Reize beiderseits mit derselben Intensität einwirkten. Macht man den gleichen Versuch mit einer „einseits empfindlichen" Ranke, reizt man also die Unterseite und die Oberseite, so sollte man erwarten, daß dieselbe Reaktion einträte, wie wenn die Unterseite allein gereizt worden wäre. Das ist aber durchaus nicht der Fall; vielmehr bleibt die Ranke gerade. Wird auf der Oberseite eine kleine Strecke und gleichzeitig etwa die ganze Unterseite gereizt, so zeigt sich eine Einkrümmung nur an den Teilen der Unterseite, die ungereizten Teilen der Oberseite gegenüberliegen. Die Empfindlichkeit für Berührung ist somit auf der Oberseite ebenso groß, wie auf der Unterseite; ein Unterschied zwischen beiden besteht nur in der Beziehung, daß eben auf die Reizung der Unterseite eine Krümmung eintritt, während eine Reizung der Oberseite je nach Umständen gar keinen sicht-

baren Erfolg, oder die Verhinderung der Krümmung auf der Unterseite herbeiführt. Wir müssen also mit FITTING die Ranken einteilen in „allseits haptotropisch empfindliche“ und „nicht allseits haptotropisch empfindliche“. In das Verhalten der letzteren können wir aber erst dann einen näheren Einblick gewinnen, wenn wir die Reizbewegung in ihre einzelnen Glieder zerlegt haben. Wir fragen zunächst nach dem Akte der Perzeption.

Schon DARWIN hat darüber einige Angaben gemacht. Er nahm offenbar an, die Ranken reagierten auf einen bestimmten Druck, und er setzte deshalb leichte Drähte, Fäden etc. unter möglichster Vermeidung von Stößen den krümmungsfähigen Teilen der Ranke auf. Er erzielte bei Passiflora durch einen Platindraht von 1,23 mg oder ein Stückchen baumwollenen Fadens von 2,02 mg schon Einkrümmungen, während bei den Ranken anderer Pflanzen größere Gewichte von 4—9 mg nötig waren. Nach PFEFFER (1885), dem wir eine eindringende Bearbeitung des Perzeptionsvorganges beim Kontaktreiz der Ranken verdanken, treffen diese Versuche DARWINS das Wesen der Sache durchaus nicht, denn tatsächlich können selbst viel stärkere Drucke auf die Pflanze ausgeübt werden, ohne einen sichtbaren Erfolg zu haben; ein statischer Druck bewirkt überhaupt nie eine Krümmung, und es waren eben in DARWINS Versuchen trotz aller Sorgfalt Erschütterungen bei oder nach dem Aufsetzen der Gewichtchen nicht vermieden worden; erst die so bewirkten Stöße übten einen Reiz aus. Werden aber Stöße nicht vermieden, so können schon viel leichtere Körper, als die von DARWIN benutzten, zur Einkrümmung führen, z. B. Baumwollfäden von 0,00025 mg, die durch den Luftzug bewegt werden. Auf Grund der PFEFFERschen Untersuchungen läßt sich das Perzeptionsvermögender Ranken in folgender Weise präzisieren.

Wir können zunächst einmal fragen, ob Flüssigkeiten gerade so auf die Ranken wirken wie feste Körper. Das ist offenbar nicht der Fall, denn wenn man durch feste Körper auch nur sehr kleine Stöße auf die Ranke ausübt, so tritt sofort eine Krümmung ein, während ein noch so heftiges Aufprallen einer Flüssigkeit niemals zu einer Reaktion führt. PFEFFER ließ Wasser, wäßrige Lösungen verschiedener Stoffe, flüssige Oele, schließlich Quecksilber in stärkerem oder weniger starkem Strom auf die empfindliche Stelle der Ranke treffen, und ein Resultat war selbst dann nicht zu erzielen, als das Quecksilber mechanisch schädigend auf die Ranke wirkte. Die konstatierte Tatsache ist von großer Wichtigkeit; sie zeigt uns z. B., daß Ranken auch durch Regentropfen nicht gereizt werden können, und eine solche Reizbarkeit wäre ja auch offenbar für sie zwecklos. Wenn sich nun aber in den verwendeten Flüssigkeiten kleine feste Körper befanden, im Oel z. B. kleine Fettkriställchen, im Wasser aufgeschlämmter Ton, im Quecksilber zufällige Verunreinigungen, so trat stets Reizung ein. So scheint es, als ob die Ranken den Aggregatzustand der Körper zu unterscheiden verständen, auf den festen reagierten, auf den flüssigen nicht. Und doch ist das keineswegs der Fall; denn eine 10—14-proz. Gelatine, die doch zweifellos bei gewöhnlicher Temperatur ein fester Körper ist, können die Ranken nicht von einer Flüssigkeit unterscheiden. Dieser Umstand erlaubte eine Reihe von höchst interessanten Experimenten; denn einmal konnte PFEFFER ᵛ. Gelatine, die feucht gehalten wurde, die zu untersuchenden

Ranken ohne Reizung fixieren, was sich vielfach sehr nützlich erwies; außerdem aber wurde solche Gelatine, nachdem mit ihr ein Ueberzug über Glasstäbe hergestellt war, dazu benutzt, um den Einfluß verschiedener Formen von „Berührung“ auf die Ranken zu studieren. Es konnte durch Anpressen der Gelatinestäbe ein statischer Druck auf die Ranke ausgeübt werden, und dieser konnte konstant bleiben oder sich allmählich verstärken; es konnten auch einzelne oder viele, kleine oder große Stöße auf die Ranke ausgeübt werden; es konnten ferner die Ranken mit der Gelatine gerieben werden: in keinem Falle trat eine Reizung ein. Es blieb also eine Krümmung aus, ob statischer Druck oder ein Stoß erfolgte; auch mehrere aufeinanderfolgende Stöße, wie sie beim Reiben entstehen, ergaben sich als unwirksam.

Weiter wies dann PFEFFER nach, daß Stöße, die durch andere feste Körper — abgesehen von Gelatine — ausgeführt werden, zur Reizung führen, vorausgesetzt, daß diese mit genügender Intensität anprallen. So ergaben z. B. dünne glatte Glasfäden, Stückchen von Wachs, Fließpapier, Tierblase im trockenen und im feuchten Zustand positiven Reizerfolg, und mit in Wasser aufgeschlämmtem Ton konnte die Bedeutung der Geschwindigkeit des Anprallens leicht demonstriert werden. Dagegen zeigte sich, daß auch feste Körper durch statischen Druck keine Wirkung erzielen, also z. B. Glasstäbe oder Nadeln, wenn sie vorsichtig und ohne Reibung der Ranke angedrückt wurden und ohne plötzliche Drucksteigerung so verblieben. Ein Erfolg blieb sogar aus, wenn eine kurze oder eine bis zu 4 mm lange Strecke der Ranke einem konstanten Druck durch feste Körper ausgesetzt war, der notwendigerweise an verschiedenen Kontaktpunkten ungleich sein mußte (verrostete Nadel, Schmirgelpapier). In allen diesen Fällen trat aber Reizung ein, sobald die Körper auch nur mit leichter Reibung auf die Ranke wirkten, selbst wenn die Kontaktfläche noch so klein war. Von größter Wichtigkeit ist es auch, daß kleine derartige Stöße, die einzeln nicht zur Reizung führen, durch Summation die Krümmung auslösen. Es ist aber nicht allgemein eine mehrmalige Berührung Bedingung der Reizung, auch einmaliger Kontakt, der ja freilich stets aus mehreren Einzelreizen besteht, führt zum Ziel, wenn er genügend kräftig ist.

Auf Grund sämtlicher Erfahrungen charakterisiert dann PFEFFER das Empfindungsvermögen der Ranken folgendermaßen: „Zur Erzielung einer Reizung müssen in der sensiblen Zone der Ranke diskrete Punkte beschränkter Ausdehnung gleichzeitig oder in genügend schneller Aufeinanderfolge von Stoß oder Zug hinreichender Intensität betroffen werden. Dagegen reagiert die Ranke nicht, sobald der Stoß alle Punkte eines größeren Flächenstücks mit ungefähr gleicher Intensität trifft, so daß also die Kompression benachbarter Punkte erhebliche Differenzen nicht erreicht“ (Gelatine). Deshalb werden die Ranken weder durch mechanische Erschütterung im allgemeinen noch durch Regen gereizt. „Unter allen Umständen ist eine lokale, genügend schnell verlaufende Kompressionswirkung eine Bedingung der Reizung, die nicht durch einen statischen Druck ausgelöst wird, auch wenn ein solcher mit hoher Intensität auf räumlich getrennten Punkten lastet.“

Um einen einzigen Ausdruck für die hier näher bezeichneten mechanischen Bedingungen der Rankenreizung zu haben, wollen wir

dieselben mit PFEFFER „Kontakt“ nennen, obwohl dieses Wort viel mehr geeignet wäre, einen statischen Druck zu bezeichnen. Wir sagen also, den Ranken kommt Kontaktreizbarkeit zu. Wir werden dieselbe auch bei anderen Objekten wiederfinden. Ob etwa auch beim Geotropismus ähnliche mechanische Wirkungen im Innern der Zellen zur Perzeption führen, wissen wir nicht; wahrscheinlich wirkt aber dort ein statischer Druck reizend.

Man wird annehmen dürfen, daß die Perzeption des Reizes in der Epidermis erfolgt, und schon PFEFFER hat darauf hingewiesen, daß die zur Perzeption nötigen Deformationen des Protoplasmas bei vielen Ranken durch gewisse histologische Einrichtungen, namentlich die sog. „Fühltüpfel“, erleichtert werden dürften. Da diese aber nur bei Cucurbitaceen und Sapindaceen vorkommen, während andrerseits die Ranken von Passiflora trotz des Fehlens solcher Einrichtungen doch sehr sensibel sind, so sind die Fühltüpfel offenbar keine Bedingung für die Reizbarkeit. Wir gehen deshalb auf eine Beschreibung solcher Fühltüpfel nicht ein und verweisen auf HABERLANDTS[1]) eingehende Schilderung derselben.

Es ist in hohem Grade auffallend, daß die Ranken, die ein so scharfes Unterscheidungsvermögen für verschiedene mechanische Einflüsse haben, doch auch auf Reize reagieren, von denen man glauben sollte, daß sie dem Kontaktreiz sehr ferne stehen. Wir verdanken CORRENS (1896a) den Nachweis, daß die Ranken nach einer plötzlichen Veränderung der Temperatur (Abkühlung und Erwärmung) ganz die gleichen Krümmungen ausführen, wie nach einem Kontaktreiz; nach FITTING (1903a) ist dabei die Wachstumsmechanik die gleiche, wie bei den Kontaktkrümmungen. CORRENS hat ferner gezeigt, daß auch chemische Reize zu einer Krümmung bei Ranken führen können; in diesem Sinne wirkten die verschiedensten Stoffe wie Jodlösungen, Essigsäure, Chloroform, Ammoniak. Endlich hat PFEFFER auch durch schwache Induktionsströme und FITTING durch Verwundung Reizkrümmungen veranlassen können.

Wir kommen auf diese Erscheinungen, denen eine biologische Bedeutung nicht zukommt, am Schluß der Vorlesung zurück. Sie sollten an dieser Stelle aber nicht unerwähnt bleiben, da sie zeigen, daß zwar das Empfindungsvermögen der Ranken kein so eng begrenztes ist, als man nach dem bisher Mitgeteilten glauben sollte, daß dagegen den Ranken nur eine einzige Form der Reaktion zukommt, die Krümmung.

Wir wenden uns jetzt zu diesem Krümmungsvorgang, der gewöhnlich der Reizung folgt. Der außerordentlich rasche Verlauf desselben hat wohl hauptsächlich zu der Annahme geführt (DARWIN

---

[1]) Neben anatomischen Untersuchungen finden sich bei HABERLANDT (1901) auch physiologische Erörterungen über die Natur der Kontaktreizbarkeit. Er legt dar, daß ein streng radialer Druck, eine Zusammenpressung des Protoplasmas, nicht zur Reizung führe, daß es vielmehr tangentiale Spannungen im Plasma seien, die eine Reizbewegung auslösen. — Ob diese Bemerkungen das Wesen der Erscheinung treffen, müssen wir dahingestellt sein lassen. HABERLANDT ist anscheinend der Meinung, daß mechanische Biegung der Ranke nur deshalb nicht wirke, weil die dabei auftretenden Tangentialspannungen zu schwache seien. Das Beispiel, das er seiner Betrachtung zugrunde legt, ist aber nicht sehr gut. Man kann tatsächlich viel weiter gehende Biegungen und dementsprechend hohe tangentiale Spannungen herbeiführen, — die Ranken reagieren aber nicht darauf. (FITTING

1876a, McDOUGAL 1896), daß sie durch Turgorsenkung auf der Konkavseite zustande käme und erst später durch Wachstum fixiert werde. Nach den Untersuchungen von FITTING (1903) spielt aber der Turgor hier keine besondere Rolle; es ist vielmehr die Krümmung durch einen eigenartigen Wachstumsverlauf bedingt. Durch mikroskopische Messung der Entfernung von Tuschemarken, die auf der Ober- und Unterseite in passenden Abständen angebracht waren, konnte FITTING feststellen, daß unmittelbar nach der Reizung die Marken auf der Konvexseite mit viel größerer Geschwindigkeit auseinanderrücken als vorher; die Verlängerung kann in wenigen Minuten so beträchtlich sein, daß sie, auf die Stunde berechnet, 50, 100 ja selbst 160 Prozent beträgt; sie nimmt also Werte an, die an der ungereizten Ranke selbst in 24 Stunden nicht erreicht werden, und es ist dabei einerlei, ob die Ranke jung oder alt ist. Gleichzeitig nähern sich die Marken auf der Unterseite (Konkavseite) etwas, so daß sich hier eine absolute Verkürzung von etwa 1 Proz. pro Stunde ergibt. Schon aus diesen Messungen geht hervor, daß nicht nur alle Gewebe des gereizten Rankenteils, welche von der Achse (Mittellinie) aus auf der Konvexseite liegen, sondern auch noch ein erheblicher Teil der Konkavseite eine Wachstumsförderung erfährt; mit anderen Worten, die sog. neutrale Linie, die bei der Krümmung sich weder verlängert noch verkürzt, liegt den Marken der Konkavseite nahe, und die Mittellinie zeigt eine beträchtliche Wachstumssteigerung. Das wird durch direkte Messungen an den Flanken, die ja die gleiche Verlängerung erfahren, wie die Mittellinie, nur bestätigt.

Man kann nun aber aus diesen Messungen nicht entnehmen, ob die Wachstumsbeschleunigung, die ihr Maximum der Kontaktstelle gegenüber erreicht, der erste und der einzige Faktor ist, der zur Krümmung führt, oder ob etwa gleichzeitig oder gar vorher eine Sistierung des Wachstums auf der Konkavseite eintritt. Die beobachtete Verkürzung der Markendistanz auf der Konkavseite kann ja entweder eine aktive sein, oder sie kann der durch die Krümmung erzielten Kompression entspringen. Möglicherweise ist aber auch die Wachstumsbeschleunigung nicht in allen Teilen, die sie ergreift, eine aktive, sondern es folgen z. B. die tieferen Schichten dem starken Wachstum der peripheren passiv. Leider kann man diesen Fragen zurzeit nicht weiter nachgehen (vgl. FITTING 1903, S. 615).

Nach beendigter Einkrümmung folgt zunächst für einige Zeit ein Wachstumsstillstand, dann aber beginnt, wie wir gesehen haben, die Geradstreckung der Ranke. Messungen zeigen, daß dabei die bisherige Konvexseite gänzlich unverändert bleibt, während die Marken der Konkavseite ein Wachstum zeigen, das zwar weniger intensiv ist als das der Konvexseite bei der Einkrümmung, gegenüber der ungereizten Ranke aber immer noch eine beträchtliche Beschleunigung aufweist. Auch jetzt setzt sich diese Wachstumsbeschleunigung bis über die Mittellinie hinaus fort. Stellen wir diese Verhältnisse graphisch dar, so erhalten wir z. B. die Fig. 163.

Die mitgeteilten Tatsachen zeigen auf das deutlichste, daß der ganze auf eine Reizung folgende Bewegungsvorgang recht kompliziert ist, denn die Krümmung kommt ja nicht durch eine einfache Verkürzung der berührten Stelle zustande, sondern durch eine Wachstumsbeschleunigung, die am stärksten an der Stelle der Kon-

vexseite ist, die dem direkt gereizten Ort der Konkavseite gegenüberliegt. Es muß also auf die Perzeption offenbar eine Reizleitung folgen. Perzeption, Leitung und Reaktion treten aber hier mit einer Geschwindigkeit ein, die außerordentlich viel größer ist, als bei irgend einer bisher besprochenen tropistischen Bewegung.

Verfolgen wir nun das Wachstum an einer Ranke, die an zwei Seiten gleichzeitig und gleich stark gereizt wurde, so ergibt sich, einerlei, ob es eine nicht allseits oder eine allseits haptotropisch empfindliche ist, stets das gleiche Resultat. Die Ranke wächst, als ob gar nichts mit ihr geschehen wäre; insbesondere bleibt das sonst eintretende verstärkte Wachstum aus. Daraus müssen wir entnehmen, daß das Ausbleiben der Krümmung bei zweiseitiger Reizung nicht etwa darauf beruht, daß — wie man besonders für allseitig haptotropisch empfindliche Ranken hätte vermuten können — die zwei Reizungen zu zwei gleichen Reaktionen auf den Gegenseiten führen. Die eine Reizung hebt vielmehr den Erfolg der ersten auf, und sie tut das sogar noch dann, wenn eine Einkrümmung schon begonnen hat. Der letztere Umstand beweist, daß durch die Reizung der Oberseite nicht etwa die Perzeption auf der Unterseite unmöglich wird; es müssen also die Störungen entweder in der Reizleitung oder in der Reaktion liegen, doch wissen wir nicht, welche von diesen Eventualitäten zutrifft.

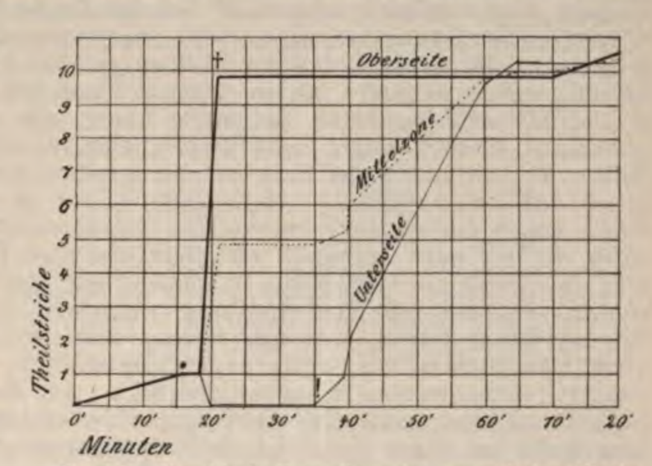


Fig. 163. Graphische Darstellung des prozentischen Wachstums der Ranke von Sicyos angulatus nach FITTING (1902). * Beginn der Reizung, † Krümmung beendet, ! Beginn des Ausgleiches.

Es erübrigt nun noch, die Bedeutung der Rückkrümmung, die sich nach jeder Reizeinkrümmung einstellt, zu besprechen. Sie erfolgt ja zweifellos aus inneren Ursachen; sie ist nicht die Folge des Kontaktreizes, sondern erst der Reaktion, denn sie tritt, ebenfalls unter Wachstumsbeschleunigung, auch nach jeder rein mechanisch erzielten Krümmung auf. Es liegt also nahe, für sie ebenso den Autotropismus in Anspruch zu nehmen, wie wir das bei der Rückbildung geotropischer Krümmungen getan haben. Als Ursache des Autotropismus haben wir dort die Kompression der Konkavseite betrachtet, und demnach könnte also bei der Ranke die zweite Wachstumsbeschleunig[...] lann eintreten, wenn eine wirkliche Krümmung zuv[...] hat. FITTING (1903) wies aber nach, daß auch [...] anisch an der Aus-

führung der Krümmung gehindert werden, ebenfalls zwei vorübergehende Zuwachsbeschleunigungen auftreten, die durch eine Zeit des Wachstumsstillstandes getrennt sind. Einstweilen können wir nicht mit Sicherheit sagen, ob der Autotropismus bei den Ranken ein andrer ist als bei geotropischer Reizung. Sind beide Erscheinungen identisch, dann müßte schon ein Krümmungs*bestreben*, eine Spannung, und nicht erst die vollzogene Krümmung die Ursache des Autotropismus sein (vgl. FITTING, 1903 S. 612).

Nachdem wir jetzt die Reizbewegungen der Ranken studiert haben, die auf einen vorübergehenden Kontakt eintreten, wenden wir uns zu den Fragen, die mit dem Umschlingen der Stütze in der Natur zusammenhängen. Die revolutive Nutation der Ranke, der noch ähnliche Bewegungen des Stengels zu Hilfe kommen können, muß das Aufsuchen der Stütze erleichtern; man kann sagen, die Ranke durchsuche ihre Umgebung nach Stützen. Kommt ein auf Kontakt haptotropisch reagierender Teil der Ranke mit einem festen Körper in Berührung, so wird durch die weitergehende Nutationsbewegung dafür gesorgt, daß die Bedingungen für die haptotropische Reizung erfüllt werden; wie in unseren Versuchen wird die Ranke an der Stütze *gerieben*. Sie macht dann sofort eine Krümmung, und durch diese gelangen neue Rankenteile zum Kontakt mit der Stütze; da sich zudem der Reiz, wie wir gesehen haben, nach beiden Seiten auf einige Millimeter ausbreitet, so hat in kurzer Frist die Ranke eine volle Windung ausgebildet, vorausgesetzt, daß die Stütze nicht zu dick oder zu dünn ist. Bei passender Dicke der Stütze wird die Ranke die angestrebte Krümmung gar nicht ganz ausführen können; es wird also eine Spannung entstehen, die sich als Druck auf die Stütze äußert, und diesen kann man leicht demonstrieren, wenn man Stützen aus wenig festem Material (z. B. Papier) verwendet; solche werden zusammengedrückt. Auf die erste Windung folgt dann, wenn noch eine freie Spitze der Ranke vorhanden ist, eine zweite und dritte, weil durch die Krümmung immer neue Teile der Rankenspitze an die Stütze geführt und gereizt werden. Allein es frägt sich, wie werden diese Krümmungen zu *bleibenden* Umschlingungen, da doch auf jede Einkrümmung eine Rückkrümmung folgt. Diese Rückkrümmung läßt sich in der Tat auch an den Ranken beobachten, die eine Stütze erfaßt haben; sie äußert sich in einer *Lockerung* der bestehenden Windung. So wie diese aber eingetreten ist, kann durch die Bewegung der Ranke oder der Stütze wiederum ein Kontaktreiz ausgelöst werden. Denn die Ranke bleibt lange Zeit für neue Kontaktreize empfindlich. Der neue Reiz führt dann abermals zur Krümmung und bewirkt so schließlich eine dauernde Umschlingung der Stütze. Solange keine Lockerung der Windung erfolgt ist, ist kein neuer Kontaktreiz möglich, denn der *Druck* auf die Stütze bietet ja nicht die Bedingungen der Kontaktreizung. Wie bemerkt, pflanzt sich der Krümmungsreiz von der Kontaktstelle nach oben und nach unten fort. Die Basis der Ranke kann nun aber aus mechanischen Gründen ihrem Krümmungsbestreben nicht folgen, da sie an der Pflanze und an der Spitze festgelegt ist. Wenn indes die gebildete Windung an der Stütze sich wieder lockert, dann tritt Krümmung auch an den basalwärts an sie angrenzenden Rankenteilen ein, und diese legen sich um die Stütze, indem sie die schon gebildete, aber gelockerte Windung vor sich her schieben. Ein

Blick auf die Fig. 164 wird das verständlich machen. Mit der dauernden Fixierung einer Windung an der Stütze hört dann ein weiteres Fortschreiten der Krümmung basalwärts auf.

Nach Ausbildung bleibender Windungen erlischt in diesen das Längenwachstum völlig, es treten indes sowohl in den Windungen wie auch im übrigen Teil der Ranke eine Reihe von wichtigen Veränderungen auf. Das Längenwachstum im Basalteil der Ranke kommt rasch zum Stillstand, auch wenn sie noch bei weitem nicht die Länge erreicht hat, die sie ohne Stütze erlangen könnte. Ferner beginnt im Basalteil eine schraubige Einrollung, die für die Befestigung der Pflanze von großer Bedeutung ist, da durch sie der Pflanzenkörper an die Stütze herangezogen wird. Aus rein mechanischen Gründen können diese Schraubenwindungen (vgl. Fig. 162*d*) nicht alle gleich gerichtet sein, sondern es muß mindestens an einer Stelle (Fig. 162 *W*) eine Umkehr der Windungsrichtung stattfinden; häufig findet man sogar deren mehrere. Daß diese Umkehr mechanisch notwendig ist, kann man sich an jedem Bindfaden oder Kautschukschlauch klar machen, den man nach Fixierung an Basis und Spitze in Schraubenlinien zu drehen sucht. Die schraubige Einrollung erinnert an die früher erwähnten autonomen Einrollungen alternder Ranken die keine Stütze gefunden haben, denn sie kommt

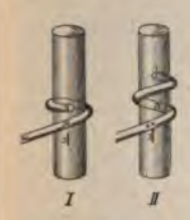


Fig. 164. *I* Ranke, die an der Spitze eine Windung um eine Stütze gemacht hat. Es wird ein Tuschestrich gezogen, der vertikal über die Ranke und die Stütze geht; er berührt die Ranke in den Punkten *1* und *2*, die Stütze bei *3*. Auf der Ranke wir außerdem bei *4* ein Punkt markiert, der von der Stütze noch weit entfernt ist. *II* Dieselbe Ranke einige Stunden später. Die früher gebildete Windung in die Höhe geschoben; Punkt *4* jetzt der Stütze anliegend. Nach einer Handskizze von FITTING.

auch stets durch stärkeres Wachstum der Oberseite zustande. Daß beide Erscheinungen aber nicht identisch sind, ergibt sich schon daraus, daß die Einrollung nach dem Erfassen von Stützen auch bei solchen Ranken eintritt, die keine Alterseinrollung erfahren (Vitis: DARWIN 1876a). Die Einrollung nach dem Erfassen der Stütze kommt nach FITTING (1903a) ebenfalls unter Beschleunigung des Wachstums der Mittelzone zustande. Die Ursache der Erscheinung ist noch nicht ganz klar. Sie hängt jedenfalls nicht etwa mit dem Zug zusammen, dem die Ranke unterworfen wird, sondern sie ist irgendwie durch die Stützenumschlingung bedingt.

Von weiteren Veränderungen in der Ranke, die eine Stütze erfaßt hat, erwähnen wir noch folgende: nicht selten tritt an dem der Stütze anliegenden oder sogar auch im freien Basalteil der Ranke ein bedeutendes Dickenwachstum mit reichlicher Bildung von mechanischen Elementen auf, das die Ranke funktionstüchtiger macht (TREUB 1882/83, EWART 1898). Einzelne Ranken scheiden auch Sekrete aus, die ihr Anhaften befördern (O. MÜLLER 1887). Wegen dieser und anderer morphogener Erfolge des Kontaktreizes vgl. man S. 379. Endlich ist noch zu erwähnen, daß die funktionierenden Ranken eine viel längere Lebensdauer aufweisen als solche, die keine Stütze gefunden haben; letztere gehen gewöhnlich bald zu Grunde, verdorren oder werden abgeworfen.

Haptotropismus findet sich nun aber nicht nur bei den Ranken,

die der Pflanze als spezifische Kletterorgane dienen, und die in spezieller Anpassung an diese Funktion ihre früheren Funktionen ganz aufgegeben haben, sondern er tritt auch als Nebenfunktion an Organen auf, die ihre alte Hauptfunktion noch ausüben. So ist z. B. die gewöhnliche Wurzel für Kontakt in der Wachstumszone empfindlich und reagiert mit haptotropischen Krümmungen (vgl. S. 575); diese Befähigung ist dann bei manchen Luftwurzeln so gesteigert, daß wir geradezu von „Wurzelranken" (Lit. bei EWART 1898) reden können. Kontaktreizbarkeit findet sich ferner in sehr auffallendem Maße bei Blättern, insbesondere an Blattstielen (DARWIN 1876 a). Pflanzen der verschiedensten Familien, wie Clematis, Maurandia, Lophospermum, Tropaeolum, Solanum jasminoides umschlingen mit den Blattstielen Stützen, während die Blattlamina eine wohl ausgebildete Assimilationsfläche darstellt. Bei Fumaria officinalis rankt sogar die unveränderte Blattlamina. Auch Nepenthes wäre hier zu erwähnen, bei der ein besonderer Teil des Blattes als Ranke funktioniert, während ein anderer der Kohlensäureassimilation, ein dritter dem Insektenfang dient. Als Stengelkletterer, also Pflanzen, deren Hauptsproß für Kontakt reizbar ist und Stützen umwindet, wäre Lophospermum zu nennen, das neben den schon erwähnten reizbaren Blattstielen auch reizbare Internodien besitzt. Alle die angeführten Beispiele sind übrigens physiologisch noch wenig erforscht, und es ist insbesondere nicht festgestellt, ob sie bezüglich ihrer Krümmungsmechanik und ihrer Empfindlichkeit mit den Ranken übereinstimmen. Wir gehen deshalb nicht weiter auf sie ein und widmen nur noch Cuscuta ein paar Worte. Diese merkwürdige Pflanze erregt unser Interesse besonders deshalb, weil sie die Rankenpflanzen mit den Windepflanzen verbindet.

Nach den Untersuchungen von PEIRCE (1894) hat Cuscuta zwei regelmäßig abwechselnde Stadien: im ersten ist sie eine links windende Pflanze und macht unter der Wirkung der kreisenden Bewegung ihres Gipfels steile Windungen, die sich nur an vertikale Stützen anlegen; nach einiger Zeit folgt das andere Stadium, in welchem Cuscuta sich wie eine Ranke verhält und viel weniger steile, aber dichter der Wirtpflanze anliegende Windungen ausbildet; diese kommen durch Kontakt mit festen Körpern, aber nicht mit feuchter Gelatine zustande, so daß die Reizbarkeit der Stengel offenbar völlig mit der der Ranken übereinstimmt; zum Unterschied von diesen besitzt Cuscuta aber auch im Stadium der Kontaktreizbarkeit ausgesprochenen Geotropismus und umschlingt deshalb ausschließlich vertikale Stützen. Daß Cuscuta auf Kontakt noch mit der Bildung von Haustorien antwortet, sei nur nebenbei bemerkt.

Haptotropische Bewegungen sind auch unter den Insektivoren weit verbreitet, doch ist ihre biologische Bedeutung hier eine ganz andere als bei den Ranken. Ihr Nutzen für die Pflanze liegt darin, daß sie das Festhalten und das Verdauen kleiner Tiere ermöglichen. Leider steht aber auch für die Reizbewegungen der Insektivoren eine umfassende Bearbeitung aus neuerer Zeit noch aus, so daß wir über wichtige Fragen nur unvollkommen aufgeklärt sind. Wir halten uns ausschließlich an die Blätter von Drosera (DARWIN 1876 b). Bei unserer einheimischen Drosera rotundifolia sind diese fast kreisrunde Scheiben, die an langem Stiel inseriert sind. Die Oberseite der Scheibe ist etwas konkav und mit den sog. Tentakeln besetzt. Dies sind Drüsen, die in der Mitte des Blattes kurz gestielt sind und aufrecht stehen,

während sie an der Peripherie lang gestielt und nach außen zurückgebogen sind (Fig. 165). An jeder Drüse haftet ein schleimiges Sekret, das in der Sonne einem Tautröpfchen gleich funkelt und zu der deutschen Benennung der Pflanze, „Sonnentau", geführt hat. Das klebrige Sekret hält kleine Insekten, die zufällig auf das Blatt geraten sind, fest, und durch die weiteren Ausscheidungen der Drüsen, die uns an dieser Stelle nicht interessieren (vgl. S. 213), wird dann die Verdauung eingeleitet. Wenn nun ein einzelner Tentakel ein kleines Insekt eingefangen hat, so treten nicht nur in ihm, sondern auch in anderen Tentakeln Krümmungen ein, bis schließlich ungefähr alle Drüsen mit der Beute in Berührung gekommen sind und sich an der Verdauung beteiligen können. Nehmen wir an, das Insekt sei auf einen oder mehrere der kürzeren Tentakel in der Scheibenmitte gekommen, so bleiben diese ungekrümmt, senden aber einen Impuls nach außen, der alle peripheren Tentakel zu einer Krümmung radial nach innen veranlaßt. Ist aber das Insekt auf einem peripheren





Fig. 165. Blätter von Drosera rotundifolia, links von oben, rechts von der Seite gesehen. Vergrößert. Nach DARWIN, aus „Bonner Lehrbuch".

Tentakel eingefangen worden, so bewegt sich dieser zunächst allein mit der Beute nach der Mitte zu; wenn so der Tierkörper im Zentrum angelangt ist, geht von da ein Reiz auf die übrigen peripheren Tentakel aus, und dann erst fangen diese an, sich einzukrümmen. Wir haben also die Bewegung nach direktem Reiz von der nach zugeleitetem Reiz zu unterscheiden und können feststellen, daß Reizübertragung nur von den scheibenständigen Tentakeln ausgeht. Aber alle scheibenständigen, nicht nur die genau zentralen Drüsen, vermögen einen Reiz auszustrahlen. Reizt man also das Droserablatt etwa halbwegs vom Zentrum zum Rand an zwei gegenüberliegenden Punkten, so krümmt sich die eine Hälfte aller Tentakel nach dem einen, die andere Hälfte nach dem anderen gereizten Ort. Es entstehen dann, wie DARWIN sagt, auf einem solchen Blatt zwei Räder, deren Speichen von den Tentakelstielen, deren Achsen von den in einem Punkt konzentrierten Drüsen gebildet werden. In Fig. 165 zeigt das von der Fläche dargestellte Blatt das Resultat einer derartigen exzentrischen Reizung einseitig. — Wir betrachten nun zunächst den Erfolg der direkten Reizung eines einzelnen Tentakels. Dabei haben wir die Art der Reizbarkeit, den Ort der Perzeption und die Ausführung der Krümmung zu unterscheiden.

Drosera reagiert auf mechanische und auf chemische Reize. Die wirksamen mechanischen Reize sind Kontaktreize, wie bei den Ranken. DARWIN (1876b) zeigte, daß indifferente Flüssigkeiten, wie Wasser, keinerlei Effekt hervorbringen, auch wenn sie mit ansehnlicher Kraft auf die Tentakel aufprallen; PFEFFER (1885) wies nach, daß Gelatinestäbe (wie bei den Ranken) ebenfalls unwirksam sind. Dagegen führen feste, unlösliche Körper von erstaunlich geringem Gewicht, wenn sie nur durch das Sekret durchzusinken vermögen, bei längerem Kontakt zu energischen Krümmungen. Auch durch Streichen mit einem Pinsel oder Holzstäbchen kann man reizen, doch bedarf es zur Erzielung eines Erfolges mehrerer Berührungen hintereinander. In diesem Punkt weicht Drosera von den Ranken ab, denn bei diesen genügt ein einziger Kontakt, der allerdings aus zahlreichen Einzelreizen besteht. Wiederum DARWIN verdanken wir den Nachweis, daß die Reizperzeption ausschließlich in der Drüse stattfindet, und HABERLANDT (1901) fand in den Epidermiszellen derselben eigenartige Einrichtungen auf, die den Fühltüpfeln der Ranken entsprechen. Die Krümmung wird aber ausschließlich vom Tentakelstiel besorgt, und zwar ist es ganz besonders die Basis desselben, die sich stark biegt, während die obere Hälfte völlig gerade bleibt. Dies tritt mit größter Deutlichkeit an den langstieligen Randtentakeln hervor. Wie die Mechanik der Bewegung beschaffen ist, das wissen wir noch nicht. Nachdem aber durch BATALIN (1877) eine Wachstumsbeschleunigung während der Krümmung festgestellt worden ist, liegt es am nächsten, anzunehmen, daß nicht nur die Art der Empfindlichkeit, sondern auch die Ausführung der Bewegung ganz wie bei den Ranken verläuft.

Die Tentakel reagieren auf einen mechanischen Reiz sehr rasch. Schon nach 10 Sekunden konnte DARWIN mit der Lupe den Beginn einer Krümmung beobachten; eine ohne optische Hilfsmittel sichtbare Einkrümmung sah er häufig im Verlauf von nicht ganz einer Minute eintreten. Mit dem Fortschreiten der Biegung durchläuft das Ende des Tentakels in kurzer Zeit einen großen Raum; die randständigen, zurückgebogenen Tentakel bewegen sich dabei nicht selten durch einen Winkel von 270° und können ihre Bewegung in einer Stunde ausführen. Einige Zeit nach Vollendung der Einkrümmung tritt auch bei Drosera wieder eine Rückkrümmung, also eine Geradestreckung des Tentakels ein, selbst wenn der Kontakt mit dem als Reiz wirkenden Körper fortbesteht. Sie erfolgt freilich viel langsamer als bei den Ranken — nach DARWIN etwa in 24 Stunden —, dürfte aber nach Ursache und Mechanik mit den analogen Vorgängen der Ranken identisch sein. Sofort nach Geradestreckung — vermutlich auch schon früher — ist der Tentakel wieder für eine neue Reizung zugänglich.

[illegible] chemisch reizbar [illegible] was sich in [illegible] der Dauer [illegible] aber die Krümmung [illegible] Weise zu vollziehen [illegible] verschiedensten [illegible]

nützlich noch schädlich für das Blatt sind, andrerseits notorische Gifte, wie z. B. Sublimat, endlich aber auch Nährstoffe, die entweder, wie viele Ammoniaksalze oder Phosphate, sofort absorbiert werden können oder, wie Eiweiß und eiweißhaltige tierische Körper, erst durch das Drüsensekret verdaut werden müssen. Unter den Stoffen, die, vom ernährungsphysiologischen Standpunkt aus betrachtet, gleichgültig sind, wäre vor allen Dingen das destillierte Wasser zu nennen, dessen von CORRENS (1896 b) konstatierte Reizwirkung biologisch noch recht unverständlich ist. Besonders zu betonen ist aber, daß es sich bei den CORRENSschen Versuchen um Wasser von größter chemischer Reinheit handelt; durch Spuren beigemengter löslicher Stoffe ist also die Krümmung nicht bedingt. Natürliches Wasser wirkt übrigens nicht reizend und zwar nur aus dem Grunde, weil sein Kalkgehalt die Reizbarkeit bei Drosera gerade so aufhebt, wie die Anaesthetica, Aether, Chloroform etc.

Betrachten wir nun die Krümmung der Tentakel auf zugeleiteten Reiz. Ueber die Reizleitung selbst ist freilich sehr wenig bekannt. Es ist nicht einmal sicher gestellt, ob sie sich im Parenchym der Blätter (DARWIN 1876 b) oder in den Gefäßbündeln (BATALIN 1877) vollzieht. Soviel wir wissen, gehen die Impulse ausschließlich von den im Zentrum der Scheibe stehenden kurzen Tentakeln, nicht aber von den randständigen aus. Der übermittelte Impuls wirkt dann von unten kommend direkt auf die Bewegungszone; daß er nicht erst bis zum Köpfchen geleitet werden muß, ergibt sich daraus, daß auch köpfchenlose Tentakel (DARWIN 1876 b, 219) auf zugeleiteten Reiz reagieren, während sie direkt nicht reizbar sind. Diese Tatsache beansprucht neben ihrer großen generellen Bedeutung auch noch ein spezielles Interesse, insofern sie gewisse Erscheinungen bei Drosera, nämlich die „Zusammenballung“ (Aggregation) im Zellsaft der Tentakelzellen, richtig zu beurteilen erlaubt. Wird das Köpfchen eines Tentakels gereizt, so treten in seinen Zellen eigenartige Veränderungen auf. Es nimmt (DE VRIES 1886) zunächst die Protoplasmabewegung beträchtlich zu, und die Vakuole teilt sich in eine große Anzahl von kleinen Vakuolen. Diese kontrahieren sich darauf, indem sie wahrscheinlich gewisse von ihren Inhaltsstoffen, nämlich den Zucker und die organischen Säuren, ausstoßen. Die zusammengeballten Vakuolen liegen nun, von ihrer bisherigen Plasmawand umgeben, in dem ausgetretenen Zellsaft; enthalten die Vakuolen einen roten Farbstoff, so ist dieser Prozeß besonders deutlich zu verfolgen. Die Zusammenballung schreitet von der gereizten Drüse abwärts im Tentakel von Zelle zu Zelle fort und tritt auch später in den sekundär gereizten Tentakeln auf. Man könnte glauben, in diesem Fortschreiten der Aggregation liege die Transmission des haptotropischen Reizes. Genauere Beobachtung lehrt aber, daß in dem sekundär gereizten Tentakel die Zusammenballung nicht mit der Krümmung beginnt, sondern erst dann einsetzt, wenn die Drüse zu sezernieren anfängt. Auch in dem sekundär gereizten Tentakel schreitet also die Zusammenballung von oben nach unten fort und nicht wie der Krümmungsreiz von unten nach oben. Demnach steht also der ganze Prozeß [1]) sicher

1) Bemerkenswert ist aber, daß nach DARWIN (S. 220) auch in geköpften Tentakeln eine freilich viel schwächere Aggregation eintritt. PFEFFER (Phys. II, S. 468) nimmt an, daß diese von einem direkt gereizten Tentakel ausgestrahlt sei. Die Sache verdient eingehende Neuuntersuchung.

nicht mit den Krümmungen, dagegen wohl mit der Drüsensekretion in näherer Beziehung. Die Aggregation tritt auch bei Drosophyllum auf, wo die Krümmungsbewegung fehlt.

Abgesehen davon, daß bei direkter Reizung des Tentakels der Reiz nur von oben her auf die Bewegungszone übertragen wird, bei indirekter Reizung aber nur von unten her, besteht noch ein anderer wichtiger Unterschied zwischen beiden Arten der Reizung. Bei der Reizung, die vom Köpfchen ausgeht, ist es ein für allemal eine bestimmte Seite des Tentakels, die konvex wird, nämlich die Außenseite. Bei der indirekten Reizung aber hängt, wie aus den S. 587 erwähnten Versuchen hervorgeht, die Richtung, in der die Einkrümmung erfolgt, von der Richtung ab, aus der ein Reiz kommt. Es kann also auch eine Flanke des Tentakels konvex werden, und es bleibt des näheren zu untersuchen, ob nicht unter geeigneten Versuchsbedingungen sogar die Innenseite konvex werden kann. Nur bei indirekter Reizung also handelt es sich um eine tropistische Krümmung, im anderen Fall dagegen um eine Nastie. Von Nastie spricht man ja (vgl. S. 509) dann, wenn die Krümmungsrichtung von der Pflanze bestimmt wird. Es kann aber eine Nastie ebensowohl durch bestimmt gerichtete Reize wie durch diffuse Reize zustande kommen. Welcher Fall nun bei Drosera vorliegt, das steht nicht ganz fest; es ist aber sehr wahrscheinlich, daß der vom Köpfchen ausgehende Reiz alle Seiten des Stieles mit gleicher Intensität trifft; dann müßte eben einer dieser Seiten (und zwar der Oberseite oder der Unterseite) eine höhere Reaktionsfähigkeit zukommen als der anderen. In dieser Auffassung werden wir bestärkt durch das Verhalten der Ranken. Auf Kontaktreiz verhalten sich diese rein tropistisch, auf chemischen Reiz, Verwundungsreiz und auf Wärmereiz dagegen nastisch. Es tritt nämlich auf Erwärmung wie auf Abkühlung (CORRENS 1896a) die Einkrümmung immer in gleicher Richtung ein; stets wird die Unterseite konkav, indem sich die Ranke, von der Spitze aus beginnend, einrollt. Dieser Erfolg zeigt sich sowohl, wenn die Temperatur der Ranke durch Wärmeleitung allseits gleich verändert wird, als auch dann, wenn einseitige Strahlung die Ranke von einer beliebigen Seite aus trifft. Man muß also annehmen, daß jede Erwärmung an allen Punkten der Ranke die gleiche Temperaturerhöhung hervorruft; dann ist aber der Erfolg, die bestimmt und stets gleich gerichtete Krümmung, durch die physiologische Dorsiventralität der Ranke bedingt. Dabei ist in hohem Grade auffallend, daß auch die bei Kontaktreiz allseits haptotropisch empfindlichen Ranken auf Wärmereiz immer nur die Unterseite konkav werden lassen. Das beweist, daß auch diese Ranken eine gewisse Dorsiventralität besitzen.

Auch bei den von FITTING (1903a) studierten Ranken erfolgten die Krümmungen nach einer Verwundung, die übrigens nicht bei allen Spezies auftreten, stets in einer bestimmten Richtung. Man kann sie durch Köpfen oder Abschneiden, überhaupt durch beliebige bis in den Zentralzylinder dringende Wunden erzielen. Bemerkenswert ist, daß nach basalen Wunden die Einkrümmung doch an der Spitze erfolgt, wobei weite und ungewöhnlich rasche Reizleitung zu beobachten ist.

Drosera und die Ranken zeigen uns also interessante Uebergänge von tropistischer zu nastischer Reaktion. Auf mechanische und che-

mische Reizung erfolgende, exquisit nastische Bewegungen, die sich unmittelbar an die von Drosera anschließen, finden sich auch noch bei anderen Insektivoren; so bei der berühmten Dionaea muscipula, bei Aldrovanda vesiculosa und weniger auffallend bei Pinguicula. Eingehende physiologische Studien an ihnen, wie sie übrigens auch für Drosera dringend nötig wären, fehlen noch; so wird es am besten sein, wenn wir uns mit diesem kurzen Hinweis begnügen. Auch auf die haptotropischen Krümmungen niederer Organismen (Mucorineen Errera 1881, Trzebinsky 1902; Algen Nordhausen 1900) können wir nicht eingehen.

Vorlesung 38.

Nyktinastische Bewegungen.

Viele Pflanzenorgane, zumal Laub- und Blütenblätter, nehmen am Abend eine andere Stellung ein, als sie tagsüber inne hatten. Blüten- oder Perigonblätter z. B. krümmen sich bei Tage so, daß die Blüte „geöffnet“ ist; am Abend kommt es durch eine entgegengesetzte Krümmung zum „Schließen“ der Blüte. Entsprechende Bewegungen treten auch an ganzen Inflorenszenzen, so namentlich bei den Compositen ein; sie öffnen sich, wenn die Randblüten oder alle Blüten des Köpfchens sich nach außen krümmen, sie schließen sich, wenn diese sich nach innen zusammenneigen. Auch bei manchen Laubblättern kann man noch von einem Schließen und Oeffnen reden, z. B. wenn diese sich der Knospe anlegen und wieder abheben, oder wenn sie paarweise mit den Flächen sich aneinanderlegen und wieder auseinanderweichen; in anderen Fällen aber wird man den allgemeineren Ausdruck Nachtstellung statt „Schluß“ und Tagstellung statt „Oeffnung“ benutzen, so z. B. bei den Dolden von Daucus, die am Abend vertikal abwärts, am Tag aufwärts gerichtet sind. Statt „Nachtstellung“ sagt man auch wohl „Schlafstellung“.

Differente Tag- und Nachtstellungen können schon durch Kombination von Geo- und Heliotropismus zustande kommen. So hat Voechting (1888) an einer von unten her beleuchteten Malva verticillata beobachtet, daß die Blätter, die bei Tag ihre Lamina nach unten kehrten, während der Nacht sich geotropisch aufrichteten. Die eingangs erwähnten Schlafstellungen der Blätter und Blüten kommen aber nicht durch eine solche Kombination von Heliotropismus und Geotropismus zustande, sie haben überhaupt mit den Tropismen gar nichts zu tun, obwohl sie häufig durch das Licht, in anderen Fällen durch die Wärme veranlaßt werden. Licht und Wärme wirken eben bei diesen Krümmungen nicht wie beim Heliotropismus und Thermotropismus deshalb krümmend, weil sie einseitig einfallen; während es sich bei Heliotropismus und Thermotropismus um eine örtlich verschiedene Verteilung von Wärme und Licht handelt, müssen diese Faktoren bei den Bewegungen, die uns hier beschäftigen, zeitlich variieren. Die Pflanze reagiert also auf einen Wechsel

in der Beleuchtung, oder auf einen Temperaturwechsel, und sie reagiert nicht tropistisch, sondern nastisch. Man muß also die Oeffnungs- und Schließbewegungen als thermonastische und photonastische bezeichnen, und man könnte die Auswärtskrümmung durch ein zugesetztes epi-, die Einwärtskrümmung durch hypo- näher charakterisieren, also z. B. von photoepinastischen und photohyponastischen Bewegungen reden. Da in der Natur photonastische und thermonastische Bewegungen vor allem mit dem gewöhnlichen „Tagwechsel" einzutreten pflegen, so kann man sie auch als „nyktinastische" Bewegungen zusammenfassen. Dieser Name wird dann auch die minder wichtigen Reaktionen, die auf Feuchtigkeitswechsel eintreten. die hydronastischen Bewegungen, mit umschließen.

Die Ursache, weshalb wir die nyktinastischen Bewegungen an die haptotropischen anreihen, liegt darin, daß die Mechanik der ersteren vielfach mit der bei den Ranken aufgedeckten völlig übereinstimmt. Dies trifft bei allen nyktinastischen Bewegungen zu, die durch Wachstum bewerkstelligt werden. Mit diesen, insbesondere mit den thermonastischen Bewegungen mancher Blüten, wollen wir beginnen.

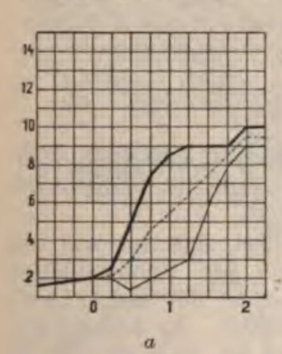
Wird eine Frühlingsblüte (Tulpe oder Crocus) in erhöhte Temperatur, z. B. ins geheizte Zimmer gebracht, so erfolgt sofort ein stärkeres Wachstum auf der Perigonoberseite, durch das die Blüte geöffnet wird. Je nach dem Grad der Erwärmung wird die Oberseite verschieden stark konvex werden und damit die Oeffnung der Blüte weiter oder weniger weit erfolgen. Eben sichtbare Krümmungen treten bei Crocus schon bei einer Temperaturerhöhung von einem halben Grad auf. War die Temperaturerhöhung beträchtlich (z. B. von 10° auf 20° C), so bleibt die Krümmung bei dauernd gleich hoher Temperatur keineswegs konstant, sondern es tritt eine Rückkrümmung, ein Schließen ein. Dieses erfolgt bei Tulipa schon in der zweiten Stunde, bei Crocus erst später. Durch die Schließbewegung wird aber die Blüte keineswegs wieder in die Stellung gebracht, die sie in der Kälte eingenommen hatte, sondern ihre Blätter erreichen eine neue Gleichgewichtslage, die der höheren Temperatur entspricht. Hätte man die Temperatur langsam gesteigert, so wäre die Oeffnung langsamer erfolgt und es wäre auch keine so starke Ueberkrümmung eingetreten.

Will man nun die Ursachen der Krümmung und der Rückkrümmung ergründen, so wird man das Wachstum der Perigonblätter auf Ober- und Unterseite während dieser Bewegungen mit Hilfe von zwei Marken feststellen, deren Distanz mikrometrisch gemessen wird. Man bringt die Marken im Basalteil der Blätter an. weil hier das stärkste Wachstum und die stärkste Krümmung erfolgt. Die Ergebnisse solcher Messungen sind in Fig. 166 graphisch dargestellt. Es zeigt sich, daß bei der Tulpe (Fig. 166*a*) sofort mit dem Beginn der Temperaturwirkung ein Wachstum der Perigonoberseite einsetzt, das im Verlauf von etwa einer Stunde eine sehr beträchtliche Verlängerung von etwa 7 Proz. ergibt. Gleichzeitig nimmt die Perigonunterseite etwas an Länge ab, während die Mittellinie ein Wachstum zeigt, das sowohl gegenüber dem bei 7,5° als auch dem bei 26° späterhin stattfindenden ganz beträchtlich beschleunigt ist. In der zweiten Stunde beginnt dann aber die Perigonunterseite ebenfalls unter beträchtlicher Beschleunigung der Mittel-

linie zu wachsen und dadurch kommt die rückläufige Bewegung zustande. Ein Vergleich der Fig. 166 mit Fig. 163 auf S. 583 zeigt sofort, wie außerordentlich dieser Krümmungsvorgang in seiner Mechanik dem bei Ranken beobachteten gleicht. Der einzige Unterschied liegt darin, daß bei der Tulpe die Gegenreaktion der Unterseite beginnt, noch ehe das Wachstum der Oberseite in normale Bahnen gelangt ist. Es fehlt also der Wachstumsstillstand, den FITTING (1903) zwischen den zwei Perioden beschleunigten Wachstums bei den Ranken beobachtet hat.

Daß hierauf kein besonderer Nachdruck zu legen ist, zeigt das Verhalten von Crocus (Fig. 166 *b*), bei dem in der Tat der Wachstumsstillstand gerade wie bei den Ranken auftritt. Hier erfolgt eben die rückläufige Bewegung sehr viel später als bei Tulipa, etwa erst nach 3 Stunden.

Die Aehnlichkeit, die zwischen den thermonastischen Blütenbewegungen und den Rankenbewegungen besteht, wird noch sehr er-



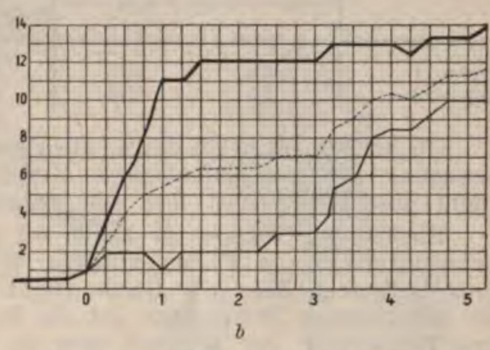


Fig. 166. Wachstum thermonastisch gereizter Blüten nach WIEDERSHEIM (1904). Prozentischer Zuwachs der Oberseite (dicke Linie), der Unterseite (dünne Linie) und der Mittellinie (punktiert). *a* Von Tulpe DUC VAN TOLL nach Ueberführung von 7,5° C in 26° C. *b* Von Crocus nach Ueberführung von 9,3° C in 20,8° C. — Die Abszisse gibt die Zeit in Stunden vom Beginn der Reizung. Die Ordinate gibt Teilstriche.

höht, wenn man das Verhalten beider Organe unter Umständen, die ihnen eine Krümmung nicht gestatten, beobachtet. WIEDERSHEIM (1904) konnte an geradegehaltenen Blütenblättern dieselben zwei successiven, durch einen Stillstand getrennten Wachstumsbeschleunigungen feststellen, wie FITTING bei Ranken. Man wird daraus schließen müssen, daß auch bei den Blüten die rückläufige Bewegung nicht nur nach einer realisierten, sondern auch nach einer angestrebten Krümmung erfolgt. Eine weitere Analogie mit den Rankenbewegungen zeigt sich ferner darin, daß auch während der Reizbewegung der Blüten, sowohl während der Einkrümmung wie während der Rückkrümmung, jederzeit durch Temperaturerhöhung ein neuer Reiz ausgelöst wird; es findet also eine Reizgewöhnung gar nicht oder nur ganz allmählich statt, und tatsächlich kann man durch eine geeignete Steigerung der Temperatur die Oeffnungsbewegung stundenlang im Gang erhalten (JOST 1898).

Ueber all diesen Analogien darf man aber die Unterschiede nicht vergessen, die zwischen Ranken- und Blütenbewegungen bestehen. Diese treten uns deutlich vor Augen, wenn wir die Wirkung

einer Abkühlung auf die Perigonblätter betrachten. Abkühlung wirkt nämlich bei Blüten gerade **umgekehrt** wie Erwärmung, sie fördert das Wachstum der Perigonunterseite und führt so zum Schluß der Blüte. Bei Ranken aber, selbst bei den sog. allseits haptotropisch empfindlichen, bewirkt Temperaturerhöhung die **gleiche** Einkrümmung wie Abkühlung. Von der Krümmungsrichtung abgesehen, ist aber bei den Blüten nach Abkühlung die Reizbewegung von gleicher Art wie nach Erwärmung; die Krümmung erfolgt unter einem verstärkten Wachstum der Mittellinie. Das geht z. B. aus den folgenden Zahlen hervor, die PFEFFER (1875) für das Wachstum der Mittellinie von Crocus mitgeteilt hat; sie geben die prozentische Verlängerung pro Stunde an.

	In 17—18° C		In 7—7½° C		
	4 p. m.—9 a. m.	9 a. m.—12	Erste halbe Stunde	Zweite halbe Stunde	Weitere 3 Stunden
Crocus 1	0,64	0,70	4,65	1,87	0,41
Crocus 2	0,67	0,74	6,21	3,27	0,34

Ob bei fernerhin konstanter niedriger Temperatur eine Oeffnungsbewegung, also eine autotropische Gegenwirkung eintritt, ist nicht bekannt; ihre Existenz ist aber sehr wahrscheinlich.

Blicken wir zurück, so haben wir konstatiert, daß der Akt des Temperatur**wechsels** das mittlere Wachstum der Perigonblätter ganz bedeutend über die Größe treibt, welche es bei **Konstanz** der betreffenden Temperatur auf die Dauer besitzt. Es kann sogar eine Temperatur, die so hoch oder so niedrig ist, daß sie auf die Dauer das Wachstum sistiert, im Moment der Einwirkung doch eine Wachstumsbeschleunigung bewirken (vgl. BURGERSTEIN 1902). Diese Beschleunigung erfolgt einseitig und zwar, je nachdem es sich um Abnahme oder Zunahme der Temperatur handelt, auf der Unter- oder auf der Oberseite des Perigons. Bei starken Reizen geht sie über ihr Ziel — die neue Gleichgewichtslage — hinaus, und dann wird sie durch eine zweite, auf der Gegenseite einsetzende Zuwachsbewegung zurückreguliert.

Nicht alle Blüten mit nyktinastischen Bewegungen reagieren so wie Tulipa und Crocus ausschließlich oder vorzugsweise auf Temperaturschwankungen; andere führen nur nach Lichtschwankungen, wieder andere nach Licht **und** Temperaturschwankungen ihre nyktinastischen Bewegungen aus. Unter den lichtempfindlichen nennen wir die Compositenköpfchen, bei denen eine Verdunklung wie die Abkühlung bei Crocus, eine Erhellung wie die Erwärmung bei Crocus wirkt. In der Natur ist ja auch in der Regel die Zunahme des Lichtes mit einer Steigerung, seine Abnahme mit einer Verminderung der Temperatur verbunden. Soweit die bis jetzt vorliegenden Beobachtungen zeigen, findet die Krümmung, die entweder im unteren röhrenförmigen oder im oberen flachen Teil der Krone erfolgt, mit derselben Mechanik statt, wie die **thermonastischen** Krümmungen. Verschiedene Schwierigkeiten, die einmal in der Art der Reizbewegungen, andrerseits auch darin liegen, daß noch nicht genügende Messungen in

dieser Richtung ausgeführt worden sind, machen es uns unmöglich, zurzeit näher auf diese Fragen einzugehen.

Nyktinastische Wachstumsbewegungen finden sich ferner an einer großen Anzahl von Laubblättern bei Pflanzen der verschiedensten Familien; z. B. Alsineen, Compositen, Solaneen, Balsaminaceen etc. (BATALIN 1873). Die in der Regel ungeteilten Blätter sind bei Tag ungefähr horizontal ausgebreitet und stellen am Abend durch eine Krümmung im Blattstiel oder an der Basis der Blattlamina ihre Fläche lotrecht. Dabei tritt entweder eine Senkung der Blätter am Abend ein (Amaranthus, Fig. 167, Impatiens, Polygonum convolvulus, Sida Napaea) oder eine Erhebung, die mit einem Anpressen an die Knospe verbunden ist (Chenopodium, Brassica, Polygonum aviculare, Stellaria, Linum). Daß die Ursache dieser Bewegungen im Lichtwechsel liegt, läßt sich für manche Blätter sehr leicht nachweisen; bei Impatiens z. B. kann man mitten am Tag durch eine



Fig. 167. Amaranthus Blitum. *a* In Tagstellung. *b* Nach Verdunklung. $^1/_3$ nat. Gr.

Verdunklung eine ganz beträchtliche Senkung erzielen. Genauere Studien werden aber gewiß auch noch bei diesen Laubblättern eine Empfindlichkeit für Wärmeschwankungen erweisen.

Ueber die Mechanik der Krümmung wissen wir durch die Messungen PFEFFERS (1875) und WIEDERSHEIMS (1904) Bescheid. Die Wachstumsverteilung entspricht völlig der bei thermonastischen Blüten. Bei Impatiens parviflora z. B. folgt einer Verdunklung des Blattes um die Mittagszeit eine starke Wachstumsbeschleunigung der Oberseite. Nach einem Wachstumsstillstand kommt dann ungefähr 2 Stunden nach Beginn der Verdunklung eine Beschleunigung der Unterseite. Hat das Wachstum der Oberseite das Blatt in eine gesenkte Lage gebracht, so hebt es sich jetzt wieder durch das Wachstum der Unterseite, ohne indes die Lichtstellung wieder ganz zu erreichen. Daß beide Bewegungen mit einer Wachstumsbeschleunigung der Mittelzone verbunden sind, bedarf kaum noch der Erwähnung.

Aus Gründen, die wir bald kennen lernen werden, läßt sich bei Impatiensblättern nicht so sicher sagen wie bei Ranken oder bei Tulipa,

ob die rückläufige Bewegung auf Autotropismus beruht oder ob hier andere, kompliziertere Erscheinungen vorliegen. Dieselben Komplikationen ermöglichten es auch bisher noch nicht, die Frage zu entscheiden, ob die Wirkung einer Erhellung analog der einer Verdunklung ist oder nicht. Mit Rücksicht auf das Verhalten der Blüten zur Temperatursteigerung wird man in der Tat auch für die Lichtzunahme eine vorübergehende Wachstumssteigerung erwarten dürfen; einwandfrei nachgewiesen ist diese aber nicht.

Die bisher genannten nyktinastischen Laubblätter führen ihre Schwingungen nur so lange aus, als sie wachsen. Die Amplitude der Bewegungen nimmt mit dem Alter des Blattes naturgemäß ab. Andere Blätter behalten die nyktinastischen Bewegungen auch im ausgewachsenen Zustande bei; wie zu erwarten, sind das die durch den Besitz von „Gelenken" ausgezeichneten. Die besondere Befähigung der Gelenke haben wir ja schon bei der Besprechung von Helio- und Geotropismus kennen gelernt. Nicht alle, aber doch die meisten gelenkführenden Blätter machen nyktinastische Bewegungen; so zahllose Leguminosen, viele Oxalideen und Marantaceen, einzelne Euphorbiaceen (Phyllanthus), Zygophylleen (Porliera), Hydropteriden (Marsilea) u. v. a. (Hansgirg 1893, S. 131). In den meisten Fällen ist bei der Ausführung der Bewegung nicht nur e i n Gelenk, sondern es sind mehrere tätig; bei einem doppelt gefiederten Blatt z. B. findet sich eines an der Basis des Blattstieles, je eines an den Basen der sekundären Blattstiele und wiederum je eines am Grunde der einzelnen Blättchen. Wenn diese alle zusammenwirken, so macht das Blatt eine komplizierte Bewegung durch. Bei Mimosa pudica z. B. bildet in Tagstellung der Hauptblattstiel mit dem Stengel nach aufwärts einen spitzen Winkel von etwa 60°; sekundäre Blattstiele sind zwei Paare vorhanden, von denen das basale ungefähr rechtwinklig vom Primärstiel abspreizt, während die beiden apikalen, nach vorne zusammenneigend, etwa einen Winkel von 60° miteinander bilden; die Blättchen endlich stehen horizontal ausgebreitet und bilden in ihrer Ausbreitungsebene Winkel von 90° mit den sekundären Blattstielen. Ganz anders sieht das Blatt in der Nachtstellung aus: Der Primärblattstiel hat sich um 80—100° abwärts gesenkt. Die vier sekundären Stiele haben sich vorwärts bewegt, so daß sie untereinander parallel in der Verlängerung des Hauptblattstieles stehen. Die Blättchen haben sich aufwärts bewegt und berühren sich paarweise mit ihren Oberseiten; sie haben aber gleichzeitig eine kleine Drehung erfahren und bilden jetzt nach vorne einen spitzen Winkel mit dem Sekundärstiel; die basalen decken dabei die apikalen dachziegelartig. Ein ungefähres Bild der Tag- und Nachtstellung gibt Fig. 169 Vorl. 40, S. 607. In den meisten Fällen treten nur die Bewegungen derjenigen Gelenke deutlich hervor, die unmittelbar die Blättchen tragen; es können die Blättchen dann bei Nacht nach o b e n gewendet werden, wie bei Mimosa, oder nach u n t e n, wie bei vielen anderen Pflanzen. Ganz ähnlich wie bei der Mimose verhalten sich die Blättchen bei Acacia, bei Hippocrepis, auch bei Coronilla (Fig. 168 *III*); nur legen sie sich im letzteren Fall nach r ü c k w ä r t s anstatt nach vorwärts zusammen. Bei Trifolium wird das Endblättchen einfach gehoben, die Seitenblättchen heben sich und drehen sich dabei um 90°. — Eine einfache Abwärtskrümmung im Gelenk finden wir bei Robinia, Amicia, Phaseolus und bei Desmodium gyrans (Fig. 168 *I* und *II*);

bei Phyllanthus tritt zu der Krümmung noch eine Drehung hinzu, so daß sich in der Nachtstellung die Blättchen eines Paares mit den Oberseiten berühren. Bei all diesen Verschiedenheiten, die sich durch Anführung weiterer Beispiele (Hansgirg 1893) noch beträchtlich steigern ließen, bleibt den Nachtstellungen als gemeinsamer Zug die vertikale Lage der Blattfläche.

Daß Verdunklung die Ursache der Schlafstellung, Beleuchtung die der Tagstellung ist, läßt sich etwa mit Phaseolus oder Acacia lophanta leicht zeigen. Die Reaktionen treten freilich aus Gründen, die wir noch kennen lernen werden, nicht zu allen Tageszeiten gleich gut ein; wenn man aber eine Verdunklung am Nachmittag, eine Beleuchtung am Vormittag einwirken läßt, so wird man stets rasch einen Erfolg erzielen. Unter allen Umständen pflegt auch hier auf jede Bewegung eine rückläufige Bewegung einzutreten. — Wie zu erwarten, fehlt den durch Gelenke beweglichen Blättern auch das Empfindungsvermögen für Temperaturänderungen nicht; es ist indes nicht überall leicht nachzuweisen. Wenn es aber wie bei Mimosa, Acacia lophantha und Phaseolus multiflorus gelingt, gut reagierende Blätter bei Ausschluß von Licht zu erzielen, so macht der Nachweis von Bewegungen nach Temperaturschwankungen keine Schwierigkeiten; es läßt sich vielmehr leicht zeigen (Jost 1898), daß eine Zunahme der Temperatur wie eine Zunahme der Beleuchtung, Abkühlung wie Verdunklung wirkt. Die Sache kompliziert sich jedoch dadurch, daß eine rasche Temperatursteigerung, bei der es auch auf die absolute Höhe der Temperatur ankommt (ca. 30° C., Košanin 1905), ebenfalls zum „Schließen" der Blättchen führt. Es fragt sich nun, ob dieses Schließen durch rasche Erwärmung wirklich identisch mit dem Schließen durch Abkühlung oder Verdunklung ist, oder ob es nur äußerlich damit übereinstimmt. Daß das letztere der Fall sein dürfte, lehren uns Pflanzen wie Robinia und Phaseolus, die auf starke Erwärmung hin nicht der Schlafstellung sich nähern, sondern durch fortgesetzte Erhebung der Blättchen Stellungen gewinnen, die den in zu intensivem Licht auftretenden gleichen. Wir haben diese auf S. 554 bei Robinia speziell besprochen und als heliotropische



Fig. 168. *I* Desmodium gyrans in Tagstellung. *II* Dasselbe in Nachtstellung. *III* Coronilla rosea in Schlafstellung. Nach Darwin, Bewegungsvermögen (1881).

Reaktion gedeutet; es soll aber hier nicht unerwähnt bleiben, daß manchmal diese „Profilstellung“ bei Robinia im Freien nicht die Beziehungen zum Licht aufweist, die sie als heliotropische Reaktion haben müßte, so daß wir vermuten, die „Profilstellung“ von Robinia sei vielleicht auch am Licht vielfach keine heliotropische Erscheinung; sie dürfte vielmehr von der Lichtrichtung ganz unabhängig und nur die Folge einer zu hohen Temperatur oder einer zu hohen Lichtintensität sein. Nach den Untersuchungen von Košanin (1905) kann an der Richtigkeit dieser Auffassung kein Zweifel mehr bestehen. — Auch bei vielen Blüten tritt ein Schließen durch zu starke Lichtintensität ein; wir verdanken Oltmanns (1895) den Nachweis, daß ein und dieselbe Blüte (z. B. von Lactuca), wenn sie durch Beleuchtung geöffnet wurde, nach einer gewissen Zeit sowohl durch Verdunklung wie durch Lichtsteigerung zum Schließen gebracht wird. — Der durch zu starke Intensität von Wärme oder Licht herbeigeführte Zustand ist auch unter dem Namen „Tagesschlaf“ bekannt.

Fragen wir nun nach den mechanischen Ursachen der nyktinastischen Bewegungen an Gelenken, so haben wir zunächst hervorzuheben, daß die Krümmung ohne jedes Wachstum erfolgt, denn nach Ausführung zweier entgegengesetzter Bewegungen hat das Gelenk sich absolut nicht verlängert (Pfeffer 1875). Wir haben es also hier nicht mit Nutationsbewegungen, sondern mit Variationsbewegungen zu tun. Es muß demnach das tatsächlich bestehende Expansionsbestreben der Konvexseite durch Aenderung des Turgors bewirkt sein. In jugendlichen Gelenken findet freilich auch Wachstum statt. Eine Verlängerung der einen Gelenkhälfte durch osmotische Wirkung könnte nun ebensogut durch Zunahme des Turgordruckes, wie durch Abnahme der Festigkeit der Zellwand zustande kommen. Sehen wir von der Veränderung der elastischen Eigenschaften der Membran ab, weil sie weniger wahrscheinlich ist, so könnte sich also eine Gelenkkrümmung einstellen: 1. wenn der Turgordruck in der konvex werdenden Hälfte des Polsters steigt; 2. wenn er auf der Konkavseite sinkt; 3. wenn beides zugleich stattfindet; 4. wenn in beiden Hälften des Gelenkes eine gleichsinnige, aber ungleich große Veränderung des Turgors eintritt. Man sollte nun glauben, mit Hilfe der plasmolytischen Untersuchung könne es nicht schwer fallen, zwischen diesen drei Möglichkeiten zu entscheiden. Allein die diesbezüglichen Studien Hilburgs (1881) konnten keine plasmolytischen Unterschiede zwischen verdunkelten und beleuchteten Gelenken nachweisen. Dies ist um so auffallender, als bei geotropisch gereizten Gelenken auf den antagonistischen Seiten tatsächlich Unterschiede in der Turgorgröße der Zellen plasmolytisch festgestellt wurden. Bleibt auch der Grund des Mißlingens der Untersuchung noch ganz unklar, so müssen wir trotzdem Turgordifferenzen als Ursache der nyktinastischen Bewegungen annehmen (vgl. hierzu Pantanelli 1904, S. 316) und müssen auf Umwegen über dieselben Näheres zu erfahren suchen. Als Hilfsmittel bieten sich uns die Bestimmung der Biegungsfestigkeit und Versuche mit operierten Gelenken.

Schon Brücke (1848) hat gezeigt, daß in den Gelenken nach Verdunklung die Biegungsfestigkeit gesteigert wird. Er benutzte zur Bestimmung der Biegungsfestigkeit einfach das statische Moment des Blattes und verfuhr z. B. für das Primärgelenk der Mimose folgendermaßen: Er neigte eine Pflanze vorsichtig so lange, bis ein bestimmter Blattstiel horizontal stand, also bis das Blattgewicht den maximalen

Druck auf das Primärgelenk ausübte; dann wurde der Winkel des Blattstieles mit dem Stamm gemessen (α). Nun wurde die Pflanze um etwa 180° gedreht, und wenn der Blattstiel wieder horizontal stand, abermals der Winkel (α') mit dem Stamm gemessen. Die Differenz dieser Winkel ($\alpha-\alpha'$) gibt nun ein Maß für die Biegungsfestigkeit des Gelenkes, denn mit der Zunahme der Festigkeit nimmt diese Differenz ab. BRÜCKE fand in zwei Versuchen mit der Mimose diese Winkeldifferenz am Abend ebenso groß als am Morgen oder am Nachmittag, in zwei anderen Versuchen aber beträchtlich kleiner (12° statt 21° und 15° statt 27°). PFEFFER (1875) fand bei Phaseolus am Tageslicht 18—20°, im Dunkeln 9—10° und konstatierte auch bei vielen anderen Pflanzen eine abendliche Zunahme der Biegungsfestigkeit. Die Zunahme der Biegungsfestigkeit sagt uns nun aber weiter nichts aus, als daß die Spannung des Gelenkparenchyms gegen das zentrale Gefäßbündel zugenommen hat; wie sich die Zunahme der Spannung im Gelenk verteilt, ob alle Längslinien an derselben partizipieren, oder ob nur an einzelnen Stellen die osmotische Schwellung eingesetzt hat, das wissen wir nicht. Ja, es ist sogar möglich, daß die eine Seite eine Abnahme des Turgors erfahren hat, wenn nur die Zunahme auf der Gegenseite größer ist.

Läßt sich somit aus der Zunahme der Biegungsfestigkeit kein bestimmter Schluß auf die mechanische Ursache der Krümmung ziehen, so muß man versuchen, an Gelenkhälften, die von ihrem Gegenpart befreit worden sind, Aufschluß zu erhalten. PFEFFER entfernte zu dem Zweck an einem Primärblatt von Phaseolus die obere Hälfte des Gelenkes, an einem anderen die untere Hälfte, und er befestigte dann die Blätter an einem geeigneten Dynamometer, an dem die Druckwirkung des sich expandierenden Gelenkes abzulesen war. Das Resultat, zu dem diese Versuche führten, war ein sehr bemerkenswertes: es reagierten nämlich beide Gelenkhälften ganz gleich; auf Verdunklung fand Expansion, auf Erhellung Kontraktion in jeder Gelenkhälfte statt. Die Bewegungen, die ein Blatt mit nur einer Gelenkhälfte ausführt, fallen demgemäß der Richtung nach gerade entgegengesetzt aus, je nachdem die obere oder untere Hälfte des Gelenkes erhalten ist. Ein Blatt mit oberer Gelenkhälfte wird sich bei Verdunklung senken, bei Erhellung heben; ein Blatt mit unterer Gelenkhälfte muß sich im Dunkeln heben, am Licht senken. Wenn also bei Verdunklung beide Gelenkhälften an Turgor zunehmen, so trifft die vierte der oben angeführten Möglichkeiten zu, und eine Krümmung ist überhaupt nur dann möglich, wenn die osmotische Schwellung auf der Konvexseite stärker ist oder schneller ihren maximalen Wert erreicht, als die auf der Konkavseite. Dies nimmt denn auch PFEFFER in der Tat an, und er läßt demnach eine nyktitropische Krümmung durch gleichsinnige, aber ungleich schnell verlaufende Veränderung in beiden Gelenkhälften zustande kommen; mit der allmählichen Zunahme der Schwellung auf der Konkavseite ist dann die Ursache für die Rückkrümmung gegeben, die ja, wie bemerkt, stets eintritt.

Diese Auffassung kann aber nicht als direkt erwiesen gelten, denn das Resultat PFEFFERS an operierten Gelenkhälften hat keineswegs immer bestätigt werden können. Vielmehr zeigte sich bei einigen Versuchen (SCHWENDENER 1898, JOST 1898) auch ein Verhalten der Gelenkhälften, das dem von PFEFFER beobachteten ganz

entgegengesetzt war; auf Verdunklung expandierte sich z. B. die obere Gelenkhälfte, während die untere sich kontrahierte. Das würde also dafür sprechen, daß das Expansionsstreben in beiden Gelenkhälften durch die Veränderung der Helligkeit in gerade entgegengesetztem Sinne beeinflußt wird. Dann wäre die Rückkrümmung keine unmittelbare Folge des äußeren Reizes, wie in der Theorie PFEFFERS, sondern sie wäre wie bei den Ranken und bei den nyktinastischen Wachstumsbewegungen erst eine Folge der Reaktion, sie käme durch Autotropismus zustande. — Nun haben aber die Versuche WIEDERSHEIMS (1904) gezeigt, daß die verschiedenen Resultate mit resezierten Polsterhälften auf eine ungleich starke Operation zurückzuführen sind. Allein die von WIEDERSHEIM mitgeteilten Beobachtungen lassen doch deutlich erkennen, daß nur in einzelnen Fällen der von PFEFFER beschriebene Erfolg der Resektion eintritt und auch da oft recht unvollkommen.

Wir müssen uns hier damit begnügen, zu konstatieren, daß eine allseits befriedigende Theorie der nyktinastischen Gelenkbewegungen noch aussteht. Sie wird erst auf Grund eines umfangreichen neuen experimentellen Materiales möglich werden. Aus Gründen, die wir erst später begreifen können, wird es vor allen Dingen darauf ankommen, die nyktinastischen Bewegungen an solchen Blättern zu studieren, die zuvor in vollkommen konstanten Außenbedingungen, also vor allem ohne Licht- und Temperaturschwankungen, kultiviert worden sind. Dann wird zu untersuchen sein, ob die doch recht tief eingreifende Exstirpation einer Gelenkhälfte wirklich die Reaktion der anderen Hälfte in ihrer ursprünglichen Form beläßt, oder ob sie dieselbe korrelativ beeinflußt. Weiter wird doch auch noch festzustellen sein, ob die Membranen in ihrer Elastizität ganz unverändert bleiben, und ob demnach die Expansionsveränderungen nur durch die Aenderung des osmotischen Druckes bewerkstelligt werden. Selbst die Zunahme der Biegungsfestigkeit des Gesamtgelenkes am Abend ist noch nicht über alle Zweifel erhaben; SCHWENDENER (1897) hat sie nicht finden können und auch in BRÜCKES Versuchen trat sie nicht immer hervor (vgl. S. 599 und auch WIEDERSHEIM 1904, S. 275).

Sollten fernere Untersuchungen wirklich feststellen, daß die Aenderungen der Biegungsfestigkeit des Gelenkes entweder überhaupt nicht regelmäßig eintreten oder doch nicht die Wichtigkeit beanspruchen, die man ihnen jetzt zuschreibt, so wäre auch die Trennung der eigentlichen nyktinastischen Bewegungen vom sog. Tagesschlaf nicht durchzuführen. Bei Oxalis hat PFEFFER (1875, S. 63) gefunden, daß die Tagesschlafstellung in der direkten Sonne mit einer Abnahme der Biegungsfestigkeit der Gelenke Hand in Hand geht; diese Abnahme der Festigkeit soll durch Erschlaffung beider Gelenkhälften, jedoch stärkere Erschlaffung der konkav werdenden Hälfte zustande kommen. Es ist aber nicht recht wahrscheinlich, daß eine solche Abnahme der Biegungsfestigkeit allgemein und notwendig mit dem „Tagesschlaf" verbunden ist, denn KOŠANIN fand bei dem durch hohe Temperatur bedingten Tagesschlaf, wie überhaupt bei allen thermonastischen Bewegungen, keine Veränderung der Biegungsfestigkeit. Ob nun wirklich in diesem Punkte eine Differenz zwischen Photo- und Thermonastie besteht, das müssen weitere Untersuchungen aufdecken. Es wird zugleich Aufgabe der-

selben sein müssen, den Tagesschlaf schärfer, als das jetzt möglich ist, von der heliotropischen Profilstellung zu unterscheiden. Es ist ja durchaus nicht ausgeschlossen, daß manche Profilstellungen auch durch Kombination von Heliotropismus und Nyktinastie bedingt sind.

Wenn wir eine Kombination von heliotropischen und nyktinastischen Bewegungen für möglich halten, so müssen wir naturgemäß auch an einen Einfluß des Geotropismus auf die Schlafbewegungen denken. In der Tat, wenn wir uns überlegen, daß ein Blatt mit der Ausführung der Schlafbewegung in eine ganz andere Lage zur Schwere kommt, so liegt doch die Frage nahe genug, ob nicht die Schwerkraft bestrebt sei, es in die alte Lage zurückzubringen. Indes ist ein derartiger Einfluß der Schwerkraft bisher nicht nachgewiesen worden; wohl aber ein anderer. Schon PFEFFER (1875) fand an einer invers aufgestellten Bohne die Schlafbewegungen in Beziehung auf die Pflanze in ihrer Richtung umgekehrt, also in Beziehung auf die Schwerkraft gleich geblieben. FISCHER (1890) zeigte dann, daß auf dem Klinostaten die nyktinastischen Bewegungen der Bohne ganz ausbleiben. Daraus könnte man wohl schließen, daß es sich in diesem Falle gar nicht um nyktinastische, sondern um geotropische Bewegungen handelt, daß die Pflanze infolge einer Verdunklung anders geotropisch reagiert als zuvor. Aehnliche Veränderungen der geotropischen Ruhelage sahen wir ja auch z. B. bei den Wurzeln und Rhizomen durch Beleuchtung eintreten. Aber nicht alle Pflanzen verhalten sich gleich. Während Lupinus albus im wesentlichen mit Phaseolus übereinstimmt, fand FISCHER bei Amicia, Desmodium, Acacia, Mimosa u. v. a. selbst nach 12-tägiger Rotation am Klinostaten die nyktinastischen Bewegungen in ihrer ursprünglichen Richtung völlig erhalten. Wir müssen daraus schließen, daß es zwei Typen von Pflanzen gibt, die man mit FISCHER als autonyktinastische und geonyktinastische unterscheiden kann. Wir beschränken uns auf die Mitteilung dieses Tatbestandes, möchten aber doch wenigstens erwähnen, daß die FISCHERschen Versuche nicht so eindeutig sind, als man auf den ersten Blick glauben möchte. NOLL hat schon 1892 auf die Möglichkeit hingewiesen, daß dorsiventrale Organe auf dem Klinostaten geotropisch gereizt werden, SCHWENDENER u. KRABBE (1892) haben gezeigt, daß Phaseolus wenigstens in den ersten Tagen der Rotation seine Empfindlichkeit gegen Beleuchtungswechsel beibehält. So müssen weitere Studien erst Klarheit auf diesem Gebiet schaffen.

Nicht alle, aber doch sehr viele Pflanzenorgane, die nyktinastische Bewegungen ausführen, machen nun aber der Aufhellung der Mechanik des Krümmungsvorganges aus einem ganz eigenartigen Grunde Schwierigkeiten; ihre nyktinastischen Bewegungen dauern nämlich fort, wenn deren Ursache, der Lichtwechsel, aufhört (periodische Bewegungen). Sehr deutlich sieht man das etwa an einer Mimose oder an Acacia lophantha, die man bei konstanter Temperatur im Dunkeln läßt. Sie öffnet tagelang am Morgen ihre Blättchen und schließt sie am Abend ungefähr zur gleichen Zeit, wie die am Lichtwechsel befindlichen Pflanzen. Erst allmählich hören diese Nachwirkungsbewegungen auf, denn es machen sich in einem dauernd verdunkelten Blatt Störungen geltend, die zuerst zu einer Aufhebung der Beweglichkeit, zur sog. Dunkelstarre (SACHS 1863), endlich sogar zum Tod führen. Der Lichtmangel verursacht aber diesen Starrezustand nur indirekt; man kann auch bei voller Beleuchtung die

Blätter von Mimosa unbeweglich machen, wenn man ihnen nur die Kohlensäure entzieht (VOECHTING 1891). Andrerseits können Blätter, die im Dunkeln erzogen worden sind, viel länger ohne Licht leben und sich bewegen, als solche, die am Licht heranwuchsen. Es bedingt also offenbar jede Funktionsstörung des Chlorophylls Schädigungen im Blatt, die zur Starre führen (JOST 1895).

Nachwirkungsbewegungen, wie wir sie eben geschildert haben, treten uns auch an solchen Blättern entgegen, die ihre nyktinastischen Bewegungen durch Wachstum ausführen; so an den Laubblättern von Nicotiana und manchen Blüten. Es fehlt aber andrerseits auch nicht an Blattorganen, die entweder im Dunkeln nach kurzer Zeit bewegungslos werden (auch wenn sie noch bewegungsfähig sind), z. B. Tulpe, Robinia Pseudacacia, oder die im Dunkeln ganz unregelmäßige Bewegungen ausführen, die keinerlei Beziehung zu den am Lichtwechsel erfolgenden aufweisen. Diese letzteren, die sog. autonomen Bewegungen, werden uns in Vorlesung 40 noch beschäftigen.

Die periodisch erfolgenden Nachwirkungsbewegungen sind aber in mehrfacher Hinsicht von größtem Interesse. Zunächst machen sie uns klar, daß unsere bisherigen Studien über die einfachen nyktinastischen Bewegungen an einem sehr großen Mangel leiden. Wir können im Einzelfall nicht unterscheiden, was direkte Folge des einmaligen Reizes, was Nachwirkung ist. Wenn sich auf Verdunklung am Abend die Schlafstellung schneller einstellt, als am Morgen, so begreifen wir das als eine Folge der Nachwirkung, und wenn auf eine Verdunklung am Morgen der Schlafbewegung nach kurzer Zeit eine Oeffnungsbewegung folgt, so dürfen wir diese rückgängige Bewegung keineswegs als Autotropismus auffassen, sondern müssen sie ebenfalls als durch Nachwirkung bedingt betrachten. Eben weil nun in der Natur sehr häufig Nachwirkungen mit im Spiele sind, haben wir oben die Forderung erhoben, die nyktinastischen Bewegungen seien an solchen Pflanzen zu studieren, die unter ganz konstanten Außenbedingungen erzogen sind. Diese Forderung konnte bisher nicht realisiert werden. Dagegen ist von mehreren Forschern, zuletzt und am eingehendsten von PFEFFER gezeigt worden, daß bei gewissen Pflanzen, nämlich bei solchen, die keine autonomen Bewegungen ausführen, durch kontinuierliche Beleuchtung die Nachwirkungsbewegungen allmählich ganz aufgehoben werden können. So sah PFEFFER (1875) sowohl bei Acacia lophantha wie bei Impatiens in beständiger Beleuchtung die periodischen Bewegungen immer schwächer werden, bis schließlich eine andauernde Tagstellung erreicht war. Am Gelingen dieses Versuches war von vornherein kaum zu zweifeln, da uns SCHÜBELER (1873) schon berichtet hat, daß im hohen Norden Norwegens die periodischen Bewegungen im Hochsommer für längere Zeit verschwinden, um erst mit dem Wiederbeginn von Nächten zurückzukehren. — Einer Aufhebung der periodischen Bewegungen durch andauernde Verdunklung stehen größere Schwierigkeiten entgegen, die zum Teil S. 601 erwähnt wurden. Ob Blätter, die in völliger Finsternis normal werden (JOST 1895), bei ganz konstanten Außenbedingungen dauernd eine „Nachtstellung“ einnehmen, ist noch unbekannt. Die große Mehrzahl der Blätter hat aber im Dunkeln eine abnorme Ruhelage, weil entweder ihre Oberseite oder ihre Unterseite ein verstärktes Wachstum (Epinastie, Hyponastie) aufweist (VINES 1889).

Die Aufhebung der periodischen Bewegungen ist nun schon deshalb von Interesse, weil sie zeigt, daß diese Bewegungen nicht etwa eine vererbte Eigentümlichkeit der Pflanze sind, was man ja nach dem Fortdauern im Dunkeln zunächst hätte glauben können. Zu dem gleichen Resultat führen auch andere Versuche: man kann durch Beleuchtung während der Nacht und Verdunklung bei Tag die Periode der Bewegungen um 12 Stunden verschieben. Die periodischen Bewegungen sind also nicht ein für allemal gegeben, sondern sie entstehen offenbar im Laufe der Entwicklung einer Pflanze allmählich. Zum Studium der Frage, wie sie entstehen, müssen wir uns heute ausschließlich an die Pflanzen halten, die in kontinuierlicher Beleuchtung die periodischen Bewegungen eingebüßt haben, da bis jetzt keine Blätter unter solchen Bedingungen erzogen worden sind, daß sie von vornherein derartige Bewegungen nicht besaßen. Nach Verlust der periodischen Bewegungen sind diese Blätter nun keineswegs etwa starr. In einem Versuch PFEFFERS (1875) schloß eine Acacia lophantha, sofort nachdem sie verdunkelt worden war, ihre Blättchen; aber schon nach einigen Stunden begann eine erneute Oeffnungsbewegung: in weniger als 12 Stunden waren die Blättchen wieder fast völlig ausgebreitet. Bei andauernder Verdunklung machten sie dann an den beiden folgenden Tagen noch zwei Schwingungen, deren Wendepunkte um 18—24 Stunden auseinanderlagen. PFEFFER schließt aus diesem und aus ähnlichen Versuchen, daß ein einzelner nyktinastischer Reiz nicht nur zu einer Krümmung und der Gegenkrümmung, sondern zu einer ganzen Reihe von Schwingungen führe. Wenn das richtig ist, dann wird die periodische Bewegung in der Weise zustande kommen, daß der Einzelreiz sich mit der Nachwirkung kombiniert. Das wird aber nur dann möglich sein, wenn die Nachwirkungsschwingungen ungefähr in demselben Tempo verlaufen, in dem der Reiz in der Natur die Pflanze trifft; d. h. die Zeitdauer zwischen Oeffnen und Schließen muß etwa 12 Stunden betragen. In dem angeführten Versuch mit Acacia war also am ersten Tag die Schwingung eine zu schnelle, am folgenden eine zu langsame. Wenn aber Nachwirkung und Neuanstoß zeitlich nicht zusammentreffen, dann kann eine so starke Festigung der Nachwirkung, wie sie sich im Dunkeln bei Mimosa zu erkennen gibt, nicht zustande kommen. Zur Aufklärung dieses Widerspruches scheinen uns zwei Möglichkeiten vorzuliegen. Entweder die regelmäßige und lang andauernde periodische Bewegung im Dunkeln ist überhaupt keine Nachwirkung, sondern wenigstens zum Teil eine Folge kleiner Temperaturschwankungen, die jedenfalls in vielen bisherigen Versuchen nicht genügend ausgeschlossen waren. Oder aber in PFEFFERS Versuchen mit am Licht bewegungslos gewordenen Pflanzen waren die nach einmaliger Verdunklung beobachteten Schwingungen gar nicht die Folge dieses einmaligen Reizes, sondern sie traten auf als Nachwirkung der früheren Tagesperiode, die noch nicht ganz erloschen war, sondern nur am Licht verborgen blieb und an Regelmäßigkeit verloren hatte. Auffallend wäre es ja jedenfalls, daß eine einmalige Verdunklung gleich die ganze mögliche Bewegungsamplitude auslöst, während bei bewegungslos gewordenen Pflanzen von Siegesbeckia erst im Laufe von 5 Tagen durch stets neue Impulse die größte Senkung erzielt werden konnte.

Weil man solche Einwände gegen PFEFFERS Argumentation

machen kann, müssen wir Versuche an Pflanzen fordern, die noch nie periodische Bewegungen ausgeführt haben. Sie werden, daran zweifeln wir nicht, zu dem Ergebnis führen, das PFEFFER schon ausgesprochen hat: periodische Bewegungen kommen durch Summierung von Einzelreiz und Nachwirkung zustande, der Einzelreiz muß also zu mehreren Schwingungen führen, die mit abnehmender Amplitude ausgeführt werden dürfen. Diese Schwingungen nach dem Einzelreiz erfordern aber ein eingehendes Studium; sie müssen vor allen Dingen exakt konstatiert sein[1]), und es muß dann auch gezeigt werden, inwieweit die Schwingungsperiode von der Reizdauer abhängt. Es wäre ja möglich, daß man Bewegungen mit 6-stündiger oder noch kürzerer Periode herstellen könnte, es ist aber auch nicht ganz ausgeschlossen, daß die Schwingungsdauer in den Nachwirkungsbewegungen so kurze Perioden unmöglich macht. Eine neuerdings erschienene Arbeit von SEMON (1905) reicht zur Entscheidung dieser Fragen nicht aus.

Jedenfalls sind noch manche Komplikationen bei der Erklärung der periodischen Bewegung zu erwarten. Man braucht nur z. B. an die Blüten zu denken. Da haben wir zunächst solche wie die Tulpe. Auf eine Erwärmung ist bisher nur eine einzige Oeffnungs- und Schließungsbewegung zu konstatieren gewesen; periodische Bewegungen kennt man an der Tulpe überhaupt nicht. Sind sie möglich, so wird man sie vielleicht am ehesten erhalten, wenn man etwa alle Stunden mit Erwärmung und Abkühlung abwechselt. Vielleicht fehlen sie aber ganz. In anderen Blüten sind sie in ausgesprochener Weise vorhanden. OLTMANNS' (1895) Beobachtungen weisen auf manche Punkte hin, die bisher noch wenig aufgeklärt sind; er findet, daß Bellis perennis sich erst nach 48 Stunden im Dunkeln öffnet, während dazu bei Tragopogon schon 8—12 Stunden genügen. Er faßt freilich diese Oeffnungsbewegungen nicht als nachwirkende Schwingungen einer früheren Periodizität auf, sondern er schreibt der Verdunklung selbst die Rolle eines Oeffnungsreizes zu, der besonders stark bei den Nachtblühern wirksam sein soll. Eine Diskussion dieser und anderer Resultate von OLTMANNS würde uns zu weit führen (vgl. auch HENSEL 1905). Wir möchten nur hervorheben, daß alle diese Bewegungen noch nicht mit den genügenden experimentellen Mitteln studiert sind, und daß es sich, ehe man an die Aufklärung der Periodizität gehen kann, darum handelt, festzustellen, welche Rolle Dauer und Intensität des Lichtes und der Wärme beim einzelnen Reiz spielen. — Daß die Herleitung der periodischen Bewegungen aus der Summierung der Einzelanstöße von Beleuchtung und Verdunklung nebst ihren Nachwirkungen nicht so ganz einfach ist, das lehrt auch das Verhalten des Hauptblattstieles der Mimose. Auf eine einzelne Verdunklung hebt sich derselbe, wie neuerdings noch durch SCHWENDENER (1897) bestätigt wurde; bei den periodischen Bewegungen aber senkt er sich am Abend. Dieser Widerspruch war PFEFFER seinerzeit natürlich nicht entgangen, und er hatte versucht, denselben zu lösen. Er nahm an, die Senkung käme durch die beträchtliche Vermehrung des statischen Momentes zustande, die mit der oben beschriebenen Vorwärtsbewegung der

1) SCHWENDENER (1897, 1898) hat sie bezweifelt; ebenso haben sie JOST (1898) und PANTANELLI (1900) bei Robinia vermißt.

Sekundärstiele notwendig verbunden sein muß, und er fand seine Vermutung durch den Versuch bestätigt: als die Bewegungen der Sekundärstiele mechanisch unmöglich gemacht waren, blieb die abendliche Senkung allmählich aus und kehrte erst wieder, nachdem den Sekundärstielen Bewegungsfreiheit gegeben war. Trotz dieses eleganten Versuches haben wir einige Bedenken an der Richtigkeit der Erklärung. In der Natur erfolgt die Hebung des Blattstieles während der Nacht, und sie beträgt während 6—8 Stunden etwa 40—80°. Nun hat aber SCHILLING (1895) die Kompressionen des Gelenkes und die Senkungen des Blattstieles, die er bei einer viel weiter gehenden Vermehrung des statischen Momentes durch angehängte Gewichte beobachtete, schon nach 10—15 Minuten zurückgehen sehen; es wäre also nicht einzusehen, warum die Pflanze viele Stunden braucht, um die abendliche Senkung auszugleichen, wenn diese nur rein mechanisch zustande kommt. Weitere Bedenken gegen PFEFFERS Erklärung hat SCHWENDENER (1897) vorgebracht, und so möchten wir in der Senkung und Hebung des Blattstieles bei Mimosa eine noch nicht aufgeklärte Erscheinung der periodischen Bewegung erblicken, die vielleicht auch besonderen biologischen Zwecken dient.

Auf eine Besprechung der Mechanik der periodischen Bewegungen können wir nicht eingehen. Wir heben nur hervor, daß nach PFEFFER bei Nutationsbewegungen, wie bei Variationsbewegungen die antagonistischen Seiten bei der Nachwirkung sich in entgegengesetzter Weise ändern. Dies tritt bei Gelenken besonders deutlich hervor, weil hier durch die Expansion der Konvexseite und gleichzeitige Verkürzung der Konkavseite die Biegungsfestigkeit des ganzen Gelenkes unverändert bleibt.

Zum Schlusse fragen wir noch nach der biologischen Bedeutung der nyktinastischen Bewegungen; daß dieselben nichts mit dem „Schlaf“ der Tiere zu tun haben, bedarf keines Beweises. Man wird Laubblätter und Blütenblätter getrennt zu betrachten haben. Wesentlich ist bei den Laubblättern die vertikale Lage, in die sie am Abend übergeführt werden; weniger wichtig ist offenbar, ob sie sich nach oben oder nach unten krümmen. Es frägt sich also, was für einen Vorteil kann die nächtliche Vertikalstellung bringen? Schon DARWIN (1881) hat darauf hingewiesen, daß das Blatt in der Vertikallage ungleich weniger Wärme durch Ausstrahlung während der Nacht verliert, als in horizontaler Lage. Allein diese Abkühlung als solche könnte nur in an sich schon kühlen Nächten das Blatt schädigen, und gerade bei niedriger Temperatur bleiben die nyktinastischen Bewegungen aus. Sie treten dagegen in warmen Sommernächten auf, und sie fehlen vor allen Dingen nicht in den Tropen, wo von einer Beschädigung durch Abkühlung keine Rede sein kann. Es hat daher STAHL (1897) den Nutzen der Nachtstellung in dem Ausbleiben der Betauung gesucht, und er hat diese Auffassung, soweit irgend möglich, experimentell gestützt; den Schaden einer Betauung aber erblickt er in der Verhinderung der Transpiration, solange die Blätter benetzt sind.

Ueber die biologische Bedeutung der nyktinastischen Bewegungen bei den Blüten ist noch wenig Zuverlässiges bekannt. Schwerlich dürfte es sich hier etwa um Transpirationssteigerung handeln wie

bei den Laubblättern. Aller Wahrscheinlichkeit nach kommen bei verschiedenen Blütenkategorien ganz verschiedene Momente in Betracht. Bei den vorzugsweise auf Wärme reagierenden Frühjahrspflanzen wird man beim Schließen an Wärmeschutz und auch an den Schutz des Pollens vor Regen denken können. Die Abendblüher zeigen eine offenbare Anpassung an die sie besuchenden Bestäubungsvermittler; die am Tage fliegenden Insekten sind von solchen Blumen ganz ausgeschlossen. Bei anderen Typen mögen auch noch ganz unbekannte Vorteile durch das Oeffnen und Schließen erreicht werden.

Vorlesung 39.

Bewegungen nach Stoßreiz.

Wir haben in der letzten Vorlesung bei Behandlung der nyktinastischen Bewegungen sehr häufig die Mimose erwähnt, haben jedoch verschwiegen, daß diese Pflanze nicht nur für Licht- und Temperaturwechsel sensibel ist. Tatsächlich aber wird jedem, der sich mit der Mimose beschäftigt, eine andere Reizbarkeit viel mehr in die Augen fallen, als gerade die nyktinastische. Es genügt nämlich, ein Blatt leicht zu erschüttern, um sofort eine sehr charakteristische Stellungsänderung an ihm zu veranlassen. Die erzielte neue Ruhelage stimmt habituell ganz mit der Schlafstellung überein, denn der primäre Blattstiel senkt sich tief, die sekundären stellen sich nach vorne ungefähr in die Verlängerung des primären Blattstiels, und die Blättchen legen sich paarweise mit den Oberseiten zusammen, indem sie sich gleichzeitig schief nach vorne drehen (Fig. 169). Trotz der großen Aehnlichkeit kommt diese Reizstellung durch ganz andere Mittel zustande als die Schlafstellung. Sie unterscheidet sich ferner von ihr durch die außerordentlich große Geschwindigkeit, mit der sie sich vollzieht; wenige Sekunden genügen zu ihrer Ausführung. So kommt es, daß die Bewegung der Mimose wohl die am längsten bekannte pflanzliche Reizbewegung ist, die man — nur wegen ihrer Plötzlichkeit — von jeher den Reizbewegungen der Tiere an die Seite gestellt hat, und die man auch in den Zeiten, in welchen der Mangel der Reizbarkeit bei den Pflanzen als Unterschied gegenüber den Tieren galt, stets als wirkliche Reizbewegung gelten ließ. In der Geschichte der Reizphysiologie der Pflanze hat diese Bewegung der „Sinnpflanze“ neben dem Geotropismus die größte Rolle gespielt.

Abgesehen vom Habitus können wir die in Rede stehende Reizbewegung der Mimose, die sich in ähnlicher Weise auch noch bei anderen Pflanzen vorfindet, mit der nyktinastischen Bewegung insofern vergleichen, als es sich auch hier um das Einnehmen einer neuen Gleichgewichtslage nach dem Reiz handelt, die aber keine dauernde ist: nach kurzer Zeit finden wir das gereizte Mimosenblatt wieder in seiner normalen Tagstellung, und es gelangt in diese ohne weitere äußere Reize, gerade wie ja auch ein verdunkeltes Blatt von selbst wieder in die Tagstellung zurückkehrt. Und so wie

die Tagstellung auch in fortdauernder Dunkelheit wieder erreicht werden kann, so kann auch bei fortgesetzten schnellen kleinen Stößen ein Mimosenblatt die Normalstellung wieder einnehmen. In anderer Beziehung bestehen aber tiefgreifende Unterschiede zwischen der Reizbewegung nach Lichtwechsel und der nach Stoß. Schon erwähnt ist die verschiedene Geschwindigkeit und die Differenz in der Mechanik der Bewegung; auf beide kommen wir bald ausführlich zurück. Ein weiterer Unterschied liegt darin, daß die Stoßreize in der Natur die Pflanze nicht periodisch treffen, und daß irgend welche Nachwirkungen derselben bisher nicht bekannt geworden sind. Es würden also aller Wahrscheinlichkeit nach, selbst wenn man den Stoßreiz längere Zeit hindurch in regelmäßigen Intervallen eintreten ließe, nach dem Aufhören des Reizes die Schwingungen nicht fortgesetzt werden. Ferner unterscheiden sich die Bewegungen, von denen wir heute handeln, von den nyktinastischen noch durch ihre Bedeutung



Fig. 169. Mimosa pudica. Links in Tagstellung (ungereizt). Rechts durch Erschütterung gereizt. Verkleinert. Aus „Bonner Lehrbuch".

für die Pflanze, und im Zusammenhang damit auch durch die Reizauslösung; endlich durch ihre Verbreitung. Als auslösender Reiz kommt nicht nur ein Stoß in Betracht, sondern überhaupt mechanische und chemische Einwirkung von Körpern, und die biologische Bedeutung der Stoßreizbewegung ist bei verschiedenen Pflanzen augenfällig eine total verschiedene. Bei den Laubblättern, wie bei der Mimose, gilt die Bewegung für eine Schreckbewegung; sie soll Tiere, welche die Pflanze schädigen könnten, verscheuchen. Ist nun eine derartige biologische Erklärung wohl überhaupt nie exakt zu beweisen, so trifft sie im vorliegenden Spezialfall noch auf eine besondere Schwierigkeit. Nur wenn die Bewegung schnell vor sich geht, kann sie einen Eindruck auf das störende Tier machen; größere Tiere werden durch den veränderten Anblick erschreckt, kleinere sollen durch die Bewegung des Blattes weggeschleudert werden. Aber bei der großen Mehrzahl der auf Stoßreiz reagierenden Blätter erfolgen die Bewegungen auch nach kräftiger Erschütterung

nur sehr langsam. — Viel klarer ist das Ziel der analogen Bewegungen, die sich an Staubgefäßen und Narben vollziehen: hier lassen sich fast stets deutliche Beziehungen zur Bestäubung der Blüte feststellen.

Wir betrachten nun die Mimose etwas näher. Wie gesagt, treten bei der Reizbewegung Einkrümmungen in allen drei Gelenken auf. Zum Studium der Veränderungen, die dabei vorgehen, werden wir uns naturgemäß an das größte Gelenk halten, das an der Basis des primären Blattstieles sitzt. Eine Einkrümmung an diesem erfolgt nicht nur, wenn die ganze Pflanze erschüttert wird; ein kleiner Stoß an das Gelenk selbst führt zu demselben Effekt. Und da läßt sich dann leicht zeigen, daß nur die untere Gelenkpolsterhälfte sensibel ist. Bei ihr hat selbst eine leichte Berührung mit einem Hölzchen etc. sofort die Auslösung der Reizbewegung zur Folge, während man an die obere Gelenkhälfte viel stärker stoßen kann, ohne daß eine Reaktion eintritt. Wenn auch hier schließlich durch starke Stöße ein Erfolg erzielt wird, so liegt das nur daran, daß sich die Erschütterung in die untere Polsterhälfte fortpflanzt. Gewißheit hierüber erhält man durch operative Eingriffe, wie sie zuerst 1790 von Lindsay (zitiert bei Pfeffer 1873a) ausgeführt worden sind. Nach Entfernung der oberen Gelenkhälfte bleibt das Blatt zur Ausführung einer Reizbewegung befähigt, nach Abtragung der unteren Hälfte aber ist es starr.

Die näheren Umstände der Einkrümmung sind durch die Untersuchung der Biegungsfestigkeit und die Feststellung der Volumänderung in beiden Gelenkhälften aufgehellt worden. Während bei der Nachtstellung die Biegungsfestigkeit zunimmt, nimmt sie nach Stoßreiz sehr beträchtlich ab. Brücke (1848) fand die Winkeldifferenz ($\alpha - \alpha_1$) in den beiden Lagen (vgl. S. 599) nach Stoßreiz 2—3-fach so groß, als im ungereizten Zustand und konstatierte damit den fundamentalen Unterschied zwischen der habituell so ähnlichen Schlaf- und Stoßreizstellung der Mimose. Die genaue Untersuchung der Volumänderungen im Gelenk verdanken wir Pfeffer (1873a). Er stellte durch mikroskopische Messungen fest, daß die obere Hälfte des Gelenkes während der Einkrümmung ganz unbedeutend an Volum zunimmt, die untere aber beträchtlich abnimmt. Da auch nach vorsichtiger Entfernung der Epidermis die Reizbewegung im gleichen Sinne verläuft, und da das zentral gelegene Gefäßbündel wegen seiner Starrheit ganz außer Betracht bleibt, so kann die beobachtete Volumverminderung nur durch Kontraktion des Parenchyms auf der Unterseite zustande kommen. Mit dieser Kontraktion ist eine Erschlaffung der Polsterhälfte verbunden, die sich direkt messen läßt, wenn man durch Gewichtswirkung eine angestrebte Senkung des Blattes verhindert. In neun Versuchen mußte Pfeffer hierzu Drucke anwenden, die zwischen $2^1/_2$ und 5 Atmosphären schwankten. Um diese Größe sinkt also das Expansionsvermögen der Polsterunterseite, während auf der Oberseite wahrscheinlich gar keine Veränderung eintritt.

Woher nun diese Abnahme der Expansionskraft auf der Unterseite des Gelenkes rührt, das läßt sich ohne weiteres nicht sagen. Zur Aufklärung der Frage waren Versuche an abgeschnittenen Blättern wichtig. Diese sind unmittelbar nach dem Abschneiden starr; rden sie aber in einem sehr dunstgesättigten Raum gehalten, so innen sie nach einiger Zeit ihre Reizbarkeit wieder und das

Primärgelenk weist nach Berührung eine Einkrümmung auf, die bis zu einem Radius von 5 mm gehen kann. (Normale Gelenke zeigen eventuell nur noch 3—4 mm Radius!) Bei der Reizung des abgeschnittenen Blattes sieht man nun eine gewisse Menge von Flüssigkeit aus der Schnittfläche hervortreten, die mit dem allmählichen Ausgleich der Krümmung wieder eingesogen wird, wenn ihre Verdunstung verhindert war. Diese Flüssigkeit kommt aus dem Parenchym der reizbaren Polsterhälfte, und nur bei starken Reizen sieht man sie auch aus der oberen Polsterhälfte austreten (in geringerer Menge und später). Es kann keinem Zweifel mehr unterliegen, daß sie von den reizbaren Zellen der Unterseite ausgeschieden wird. Es muß zunächst eine Injektion der Interzellularen erfolgen, und aus ihnen tritt dann die Flüssigkeit an der Schnittfläche aus. Mit der Verdrängung der Interzellularenluft durch die ausgeschiedene Flüssigkeit hängt eine Erscheinung zusammen, die zuerst von LINDSAY beobachtet und von BRÜCKE richtig gedeutet wurde. Im Momente der Reizung nimmt die Gelenkunterseite eine dunklere Farbe an, die man in gleicher Weise bemerkt, wenn man eine Injektion mit Wasser unter der Luftpumpe ausführt. Diese Dunkelfärbung tritt auch dann ein, wenn das Gelenk mechanisch an der Krümmung verhindert wird (PFEFFER 1873 a), und daraus folgt, daß der Farbenwechsel nicht mit der Verkürzung des Gelenkes und der damit etwa verbundenen Annäherung der Chlorophyllkörner in Beziehung steht.

Die plötzliche Senkung der Expansionskraft der unteren Polsterhälfte muß offenbar mit einer Aenderung ihres Turgors zusammenhängen, und da bieten sich zwei Möglichkeiten der Erklärung (vgl. PFEFFER 1890, S. 326): entweder die Elastizität der Membran nimmt zu, oder der Druck des Inhaltes verringert sich; in beiden Fällen muß es zu einem Wasseraustritt aus den Zellen kommen. Da bei unverändertem Druck des Inhaltes die Größe der Zelle von der Dehnbarkeit der Membran abhängt, so könnte offenbar eine Kontraktion der Zelle durch Abnahme der Dehnbarkeit der Wand erzielt werden. Wir können bei der Mimose diese Möglichkeit nicht ausschließen; da sie aber bei den sonst so ähnlichen Reizbewegungen der Cynareenstaubfäden ganz bestimmt nicht zutrifft und außerdem keine große innere Wahrscheinlichkeit besitzt, so wollen wir ganz von ihr absehen. Bei Abnahme des Druckes in der Zelle wird man natürlich zunächst an eine Abnahme des osmotischen Druckes denken, die in der nötigen Größe von $2^1/_2$—5 Atmosphären leicht möglich wäre und ihrerseits entweder durch Zusammentreten der osmotisch wirksamen Stoffe zu größeren Molekülen oder durch Aenderung der Permeabilität des Plasmas und Stoffaustritt aus der Zelle zustande kommen könnte. Für den Stoffaustritt könnte man anführen, daß PFEFFER (1873 a) in der aus den Interzellularen austretenden Flüssigkeit beim Verdunsten Kristalle unbekannter Natur auftreten sah. Doch wäre dieser Schluß aus mehreren Gründen unsicher. Auffallend ist, daß die plasmolytischen Untersuchungen (HILBURG 1881) gar keine Anhaltspunkte für das Sinken des osmotischen Druckes ergeben haben (vgl. auch S. 598). Es ist doch nicht recht wahrscheinlich, daß durch das Zerschneiden des Gelenkes die ursprünglichen Turgorverhältnisse sofort wieder hergestellt werden sollten.

Einen vollen Einblick in die Mechanik der Reizbewegung der Mimose haben wir also noch nicht. Die Abnahme der Expansions-

kraft auf der Gelenkunterseite ist aber ganz sicher gestellt. Die Expansion der Oberseite kommt nur durch die Aufhebung des Gegendruckes zustande; zugleich wirkt auch noch das Gewicht des Blattes dahin, die Unterseite zusammenzupressen; aber auch an der horizontal liegenden oder invers gestellten Pflanze, also bei Aufhebung oder Umkehrung der Wirkung des Blattgewichtes, erfolgt auf einen Reiz Kontraktion der reizbaren Gelenkhälfte, so daß also die Gewichtswirkung des Blattes nicht notwendig zur Ausführung der Bewegung ist. — Die Gelenke an der Basis der sekundären Blattstiele und der Blättchen verhalten sich, soweit wir wissen, in allen Stücken den Primärgelenken analog.

Die Senkung des Hauptblattstieles erfolgt, wie bemerkt, ziemlich rasch. Bert (1870) fand an einer horizontal liegenden Pflanze die Bewegung in 4—7 Sekunden vollendet; sie wird also bei Mitwirkung des Blattgewichtes beträchtlich schneller von statten gehen. Zwischen der Reizung und dem Beginn der Bewegung vergeht weniger als eine Sekunde. Sofort nach Erreichung der tiefsten Stellung fängt der Blattstiel an, sich wieder zu erheben, und im Laufe von 10—15 Minuten pflegt die Ausgangsstellung erreicht zu sein. Ist das der Fall, so ist auch das Blatt wieder voll reizbar; es kann also etwa in $^1/_4$- $^1/_2$-stündigen Intervallen immer wieder mit Erfolg gereizt werden. Ob dabei die Bewegungsgröße auf die Dauer unverändert bleibt, scheint nicht untersucht zu sein. Allein schon ehe die Normalstellung des Blattes erreicht ist, etwa 5 Minuten nach der ersten Reizung, läßt sich von neuem Reizbarkeit nachweisen; es fällt aber dann die Bewegungsamplitude zunächst kleiner aus. Vermutlich ist also in diesem Fall die Reaktionsfähigkeit noch gering, weil die ursprüngliche Expansionskraft im unteren Gelenkpolster noch nicht hergestellt ist; dagegen kann die Reizbarkeit schon normal sein. Umgekehrt wird bei andauernden kleinen Erschütterungen offenbar die Reizbarkeit aufgehoben, während die Reaktionsfähigkeit zurückkehren dürfte. Man wird dies daraus schließen, daß das Blatt während der Erschütterungen in seine Normallage zurückkehrt und die normale Biegungsfestigkeit wiedererlangt; war dann das Blatt durch anhaltende Erschütterung etwa 2—3 Stunden lang nicht reizbar, so tritt nach Aufhören der Stöße in 5—15 Minuten wieder volle Reizbarkeit ein (Pfeffer 1873a). Es besteht also in dieser Hinsicht ein großer Unterschied gegenüber den haptotropischen und den nyktinastischen Bewegungen, in denen gar keine oder höchstens eine langsame Reizgewöhnung eintritt. Eine große Zahl von Fragen, die sich hier naturgemäß anschließen, sind noch nicht untersucht. Bekannt ist nur, daß die Reizbarkeit in mannigfacher Weise von der Außenwelt abhängt. Hohe Temperatur, gute Beleuchtung und große Feuchtigkeit machen die Pflanze außerordentlich empfindlich, und in diesem Zustand bewirken kleine Stöße dasselbe wie große: Auslösung der Reizbewegung in ihrer ganzen Größe. Wenn aber durch niedrige Temperatur, Trockenheit oder die Wirkung von Chloroform, Aether etc. die Empfindlichkeit der Mimose herabgesetzt ist, dann sieht man auf kleinere Stöße eine geringere Senkung des Blattes eintreten, als auf große. Nähere Untersuchungen über die Abhängigkeit der Reaktionsgröße von der Reizgröße fehlen noch. Dagegen sind genauer darüber unterrichtet, auf welche Reize eigentlich Mimosa rt. Wir sahen vielfach schon auf eine leichte Berührung des

empfindlichen Gelenkteiles die Reizbewegung eintreten; es ist also zu untersuchen, ob die näheren Bedingungen den bei den Ranken festgestellten entsprechen.

Schon die Tatsache, daß die Reizbewegung ebenso durch Regentropfen, also durch eine Flüssigkeit, wie durch feste Körper ausgelöst wird, zeigt auf das deutlichste die große Verschiedenheit in der Empfindlichkeit der Mimose und der Ranken. Beide Pflanzen reagieren nur auf Stoß; statischer Druck wirkt auch bei Mimosa nicht reizauslösend. Es trat z. B. in Versuchen PFEFFERS keine Reizbewegung ein, als in allmählicher Steigerung schließlich ein Gewicht von 30 g auf den sensiblen Teil des Polsters wirkte. Mimosa reagiert aber auf jeden Stoß, wenn er nur genügend intensiv ist, und ein einziger Stoß löst gewöhnlich die volle Amplitude der Bewegung aus. Bei den Ranken aber sind, wie wir gesehen haben, nur solche Stöße wirksam, die benachbarte Punkte mit ungleicher Intensität treffen; es bedarf also bei ihnen immer mehrerer gleichzeitiger oder aufeinanderfolgender Stöße, die sich in ihren Wirkungen summieren. Dagegen wird bei Mimosa jede plötzliche Deformation der Zellen der reizbaren Gelenkhälfte perzipiert und mit einer Reizbewegung beantwortet. Man kann demnach diese Reizbewegung als „seismonastische“ (PFEFFER, Phys.) bezeichnen.

Zur Unterstützung der Perzeption dürften bei Mimosa auch eigenartige Haare dienen, die sich freilich nicht nur am reizbaren Gelenk vorfinden. Wenn diese aus derbwandigen Zellen aufgebauten Haare durch Druck und Stoß gebogen werden, so muß durch ihre im einzelnen verschiedene Verbindung mit dem reizbaren Parenchym die Deformation dieser Zellen ausgiebiger sein, als bei einem gleichstarken Druck auf die Oberhaut des Gelenkes (HABERLANDT 1901).

Die Mimose reagiert aber nicht nur auf Stoß, sondern auch auf Verwundungen, und es erfolgen die Reizbewegungen nach Anbringen eines Einschnittes oder nach der Wirkung eines Brennglases ungleich intensiver, als nach Stoß. Insbesondere findet auch die Reizleitung, von der wir gleich sprechen werden, viel energischer nach Wund- als nach Stoßreiz statt. Die mechanische Ausführung der Bewegung scheint indes in beiden Fällen identisch zu sein. — Auch chemisch ist die Mimosa reizbar (CORRENS 1892). Manche Stoffe, die eine Reizbewegung auslösen, wie z. B. Salzsäuredampf, schädigen freilich die Pflanze so schwer, daß sie abstirbt; durch Ammoniak aber kann man sie bei vorsichtiger Dosierung ohne Schädigung reizen, und dementsprechend kann man diese Reizung auch mehrmals hintereinander erzielen. Auch nach Anwendung des elektrischen Stroms hat man Reizbewegungen eintreten sehen (BERT 1870), und es ist nicht ausgeschlossen, daß die durch hohe Temperatur und starke Beleuchtung erzielten Bewegungen (S. 597) sich ebenfalls mehr an die Reizung durch Stoß als an die durch Lichtwechsel angliedern; nähere Untersuchung hierüber fehlt aber.

Die geschilderte Reizbarkeit ist nicht auf die Mimose beschränkt. Unter den Leguminosen sind Neptunia oleracea und Desmanthus plenus, unter den Oxalideen Biophytum sensitivum als stark reizbar bekannt. In geringerem Grade dürften aber wohl alle Leguminosen und Oxalideen, vielleicht überhaupt alle gelenkführenden Blätter für Erschütterung reizbar sein (HANSGIRG 1893). Nur bedarf es zum Auslösen der Bewegung hier stärkerer Reize und optimaler Außen-

bedingungen. Auch genügt vielfach ein Stoß nicht, um eine sichtbare Reaktion hervorzubringen, während nach mehreren, in ihren Wirkungen sich summierenden Stößen die Bewegung allmählich eintritt (Robinia, Oxalisarten). Sowohl im Perzeptionsprozeß als auch in der Geschwindigkeit der Reaktion steht also die Reizbarkeit dieser Pflanzen derjenigen der Ranken näher; die Empfindlichkeit für Kontakt ist demnach nicht scharf von der für Stoß geschieden, zwischen Mimosa und den Ranken als Extremen liegen viele verbindende Glieder. Auf diese alle im einzelnen einzugehen, ist uns nicht möglich; wir wollen nur noch einen kurzen Blick auf Biophytum werfen, weil hier in mancher Hinsicht bemerkenswerte Verhältnisse vorliegen.

Die Blätter dieser Oxalidee sind einfach-paarig gefiedert. An der Basis des Blattstieles und jedes Fiederblattes findet sich ein Gelenk. Aber nur die letzteren sind zu seismonastischen Bewegungen befähigt, bei denen sie eine Senkung erfahren. Wenige Minuten nach der Senkung beginnt wieder eine Hebung, doch wird diese auffallenderweise sehr bald wieder unterbrochen, und es beginnt eine neue Senkung. Da diese aber nicht mehr so tief geht und bald von einer zweiten Hebung abgelöst wird etc., so tritt das Blatt unter periodischen Oszillationen wieder in seine Ruhelage (DARWIN 1881, HABERLANDT 1898). Aehnliche Oszillationen sind auch bei anderen Reizbewegungen (z. B. nach thermonastischen Bewegungen) mancher Oxalideen bekannt, z. B. Averrhoa (DARWIN 1881).

Zum Schluß gehen wir noch kurz auf die Reizbewegungen der schon S. 212 genannten Insektivore Dionaea muscipula ein, der sich Aldrovanda vesiculosa in allen wesentlichen Punkten anschließt. Die Blattfläche von Dionaea besteht aus zwei halbkreisförmigen Hälften, die in der Mitte durch die gelenkartige Mittelrippe verbunden sind und am Rande in eigenartige Zähne ausgehen. Auf der Oberseite jeder Blatthälfte stehen drei lange Borsten, die an ihrer Basis ein Gelenk tragen. Eine Berührung dieser Borsten veranlaßt das Blatt zu einer plötzlichen Schließbewegung, bei der die Oberseiten sich nähern, die Randzähne ineinander greifen. Die hierzu nötige Krümmung erfolgt vor allem in der Mittelrippe oder in der unmittelbaren Nachbarschaft derselben. Es ist aber bis jetzt nicht ausgemacht, ob die Ursache der Krümmung eine Erschlaffung von Zellen oder ein Wachstumsvorgang ist. Das letzte wäre deshalb merkwürdig, weil in der Regel die Wachstumskrümmungen auf Kontaktreiz eintreten, während Stoßreize Kontraktionskrümmungen zur Folge haben. Bei Dionaea handelt es sich aber zweifellos um Stoßreiz, denn auch ein Wasserstrahl oder ein feuchter Gelatinestab führt zur Reizung. Uebrigens sind nicht nur die erwähnten Fühlhaare, sondern es ist die ganze Blattfläche, oben und unten, imstande, einen solchen Reiz aufzunehmen. Bemerkenswert ist noch bei Dionaea die rasche Reizleitung von der Berührungsstelle zur Motionszone. Im übrigen bedarf die Pflanze noch der eingehendsten Untersuchung (Lit. bei PFEFFER, Phys. II; FITTING 1905).

Es bleibt uns jetzt noch die eben erwähnte Reizleitung zu besprechen, die am stärksten bei den empfindlicheren Pflanzen wie Mimosa und Biophytum ausgeprägt ist. Wir halten uns an Mimosa. Befindet sich diese in guten Außenbedingungen, so tritt nach Berührung des Primärgelenkes nicht nur Senkung des Blattes ein,

sondern man sieht auch nach einiger Zeit die Fiederblättchen in Reizstellung übergehen. Berührt man umgekehrt eines der äußersten Fiederblättchen, so macht nicht nur dieses die Reizbewegung, sondern sie tritt auch sofort im opponierten Blättchen auf und ergreift dann successive die tiefer inserierten Blättchen, die immer paarweise zusammenklappen. In der Regel bleibt diese Erscheinung auf den einzelnen sekundären Blattstiel beschränkt; nur wenn ein Blatt besonders reizbar ist, geht die Bewegung auch auf die anderen sekundären Stiele über und es klappen an diesen die Fiederblättchen, von unten nach oben fortschreitend, zusammen. Ausnahmsweise wird wohl auch einmal ein Stoßreiz bis zum Primärgelenk geleitet und verursacht dessen Senkung. Es wurde schon erwähnt, daß ein Wundreiz viel stärker wirkt als Berührung. Sengt man z. B. mit einem Zündholz oder mit dem Brennglas die Endfiedern an, so schreitet die Reizung rasch nach der Basis des sekundären Blattstieles fort und tritt bald auch in die drei anderen sekundären Blattstiele über, an denen dann das Zusammenneigen der Blättchen von unten nach oben fortschreitet. Auch die Sekundärgelenke gehen in Reizstellung, und kurz darauf tritt die bekannte Senkung im Primärgelenk ein. Und selbst damit ist die Erscheinung noch nicht zu Ende gekommen. Nach einiger Zeit fällt plötzlich der Primärstiel des nächst höheren oder des nächst tieferen Blattes, und die Reizung ergreift dann auch hier bald die übrigen Gelenke. Auch vom Stamm, von der Wurzel oder einer Nebenwurzel kann die Reizung ausgehen. Macht man z. B. einen tiefen Einschnitt in den Stengel und sorgt dafür, daß dabei Erschütterungen vermieden werden, so tritt nach kurzer Zeit eine Reizbewegung in den benachbarten Blättern ein, die sich allmählich auf die entfernteren ausdehnt. Die Leitung des Reizes konnte unter günstigen Umständen auf Entfernungen bis zu einem halben Meter wahrgenommen werden, und sie vollzieht sich mit einer Geschwindigkeit, die im Vergleich mit der Leitung in den Nerven der Tiere zwar gering ist, im Verhältnis zu den anderen, bei Pflanzen bekannten Reiztransmissionen aber ganz ansehnlich ausfällt. Die verschiedenen Autoren haben verschiedene Werte für die Geschwindigkeit der Reizfortpflanzung erhalten; das ist ohne weiteres begreiflich, weil der Zustand der Pflanze nicht immer der gleiche war, und weil der erste Reiz verschieden ausfiel; daneben finden sich freilich auch noch unaufgeklärte Differenzen. Jedenfalls steht fest, daß die Reizung in der Sekunde um mehrere (2—15) Millimeter fortschreitet. Eine ähnlich große Geschwindigkeit findet sich bei Pflanzen nur noch bei dem Verwundungsreiz von Ranken, der nach FITTING (1903) 10 mm in der Sekunde zurücklegt. Die haptotropischen Reize der Ranken dagegen legen die gleiche Strecke im besten Fall in 1—3 Minuten zurück und der schnellste heliotropische Reiz pflanzt sich (ROTHERT 1894, S. 137) gar nur 0,3 mm in der Minute fort. Dagegen ist die Reizleitung in den Nerven der höheren Tiere rund 1000mal so schnell als bei Mimosa.

Mit der Reizleitung in den Nerven der höheren Tiere darf man nun offenbar die Reizleitung der Mimosa nicht vergleichen. Eingehende Studien über diesen höchst merkwürdigen Vorgang liegen nur für den Verwundungsreiz vor. Hier läßt sich zunächst einmal zeigen, daß der Reiz nur im Gefäßbündel geleitet wird. Jede Wunde am Stengel unserer Pflanze bleibt ohne Einfluß, wenn sie

nicht den Zentralzylinder erfaßt hat, in dem die Gefäßbündel verlaufen. Nach jeder zur Reizung führenden Wunde sieht man aber auch einen Flüssigkeitstropfen aus dem Zentralzylinder austreten. Auf Grund solcher Beobachtungen suchte dann PFEFFER plausibel zu machen, daß eine Wasserbewegung im Gefäßbündel die Reizübertragung besorge. Es soll ein Teil des bei der Reizung aus dem Gelenkpolster austretenden Wassers in das Gefäßbündel eintreten, und die hier entstehende plötzliche Wasserbewegung soll sich im Gefäß fortpflanzen und in anderen Gelenken den Reiz auslösen. Wie die Wasserbewegung zustande kommt, wäre dabei gleichgültig, nur plötzlich müßte sie entstehen, denn die mit der Transpiration verbundene Wasserbewegung ist notorisch ohne Erfolg. Für die Reizübertragung durch derartige grobmechanische Mittel spricht auch der Erfolg von Narkotisierungen und Abtötungen kleiner Strecken der Reizleitungsbahnen. Wie PFEFFER (1873b) und HABERLANDT (1890) zeigen konnten, werden auch derartig veränderte Stellen vom Reiz durchsetzt. Das schließt die Mitwirkung der Lebenstätigkeit der Zellen völlig aus. Allein nach neueren Erfahrungen FITTINGS ist doch ein Unterschied zwischen der Reizleitung im intakten und im abgebrühten Stengel nachzuweisen: im letzteren Fall konnte der Reiz nur basalwärts geleitet werden, im ersteren auch nach der Spitze zu. Daraus folgt aber, daß die Reizleitung durch tote Stellen doch wohl in anderer Weise erfolgt als durch intakte.

PFEFFER dachte also an eine Druckschwankung in den Gefäßen; die austretende Flüssigkeit hielt er für Wasser. Er konnte dabei auf einen schon von DUTROCHET (1837) ausgeführten Versuch hinweisen, wonach auch über Zonen, denen die Rinde genommen war, der Reiz sich noch fortpflanze.

Eingehende Untersuchungen HABERLANDTS (1890) haben indes diese Theorie erschüttert. HABERLANDT fand nämlich, daß der Safttropfen in dem zuletzt erwähnten Versuch gar nicht aus den Gefäßen stammt, sondern aus schlauchförmigen Zellen des Siebteils, die den Gerbstoffschläuchen anderer Leguminosen entsprechen, sich aber vor diesen durch die zahlreichen, feinen, offenen Poren in den Querwänden auszeichnen. Diese Poren gestatten eine ausgiebige Verschiebung des ganzen Inhaltes der Schlauchzellen, und bei jeder Verletzung einer solchen Zelle tritt, wie bei den Siebröhren, reichlich Saft aus, der an seinen charakteristischen Bestandteilen kenntlich ist. Es findet also eine Reizbewegung beim Einschneiden in den Stamm nur dann statt, wenn eine Druckschwankung in diesen Schlauchzellen erfolgt, und es kann eine solche ebensogut durch die getötete wie durch die lebende Schlauchzelle geleitet werden. HABERLANDT hat weiter gezeigt, daß in dem DUTROCHETschen Entrindungsversuche gar nicht das ganze Gewebe bis aufs Holz abgetragen war, sondern daß offenbar der ganze Siebteil mit den reizleitenden Schläuchen erhalten blieb. Er erblickt in diesen Schläuchen also das spezifisch reizleitende Gewebesystem der Mimose.

Gegen HABERLANDTS Vorstellungen bestehen nun aber eine Reihe von Bedenken, von denen wir die wichtigsten anführen wollen (FITTING 1903, 1906). Die Schlauchzellen scheinen mit ihren geschlossenen Wänden, die nur von feinsten Plasmaverbindungen durchbrochen sind, wenig geeignet zur raschen Fortleitung lebhafter Wasserströmungen. Es ist denn auch nicht gelungen, solche künst-

lich durch die Schlauchzellen durchzujagen, auch nicht unter Anwendung hoher Drucke. Wichtiger aber ist, daß manche Pflanzen, so vor allem die Mimosa nahestehende Gattung Neptunia, überhaupt keine Schlauchzellen besitzen, und daß auch die Nebenwurzeln von Mimosa frei von solchen Organen sind, obwohl auch sie einen Verwundungsreiz leiten können. Endlich zeigt sich, daß der Verwundungsreiz bei den Ranken nach FITTINGs Beobachtungen in allen Zügen mit dem der Mimosa übereinstimmt; auch hier erfolgt eine Reizung nur, wenn der Zentralzylinder angeschnitten wird: auch hier tritt ein Flüssigkeitstropfen aus. Die Flüssigkeit stammt aber bei den Ranken nachweislich aus den Siebröhren — Schlauchzellen fehlen natürlich gänzlich. Da liegt die Vermutung nahe, daß auch bei Mimosa die Siebröhren das reizleitende Gewebesystem vorstellen. Ihre Verbreitung in der Pflanze spricht nicht dagegen. Sie würden sich ferner durch die offenen Poren zu einer solchen Verrichtung auch besser eignen als Schlauchzellen.

Wenn nun wirklich durch Flüssigkeitsströmungen in den Siebröhren die Reizübertragung bei Mimosa und verwandten Fällen erfolgt, dann hätten wir es hier mit einer Reizleitung zu tun, die weit abweicht von dem, was wir z. B. bei der heliotropischen Reizleitung gesehen haben. Dort wird ein Zustand des Protoplasmas, den der Reiz an einer Stelle erzeugt hat, von Zelle zu Zelle weitergegeben, hier aber wird der Reiz selbst geleitet. Denn die Flüssigkeitsbewegung kann kaum anders wirken als dadurch, daß sie, an den reizbaren Gelenken angekommen, hier wie ein Stoß von außen eine Erschütterung verursacht.

Es fehlt aber nicht an Bedenken gegen diese Anschauung. Zunächst ist darauf aufmerksam zu machen, daß die Ranken für von außen kommende Stöße ganz unempfindlich sind; warum dann innere mit der Wasserverschiebung in Verbindung stehende Stöße reizen können, ist nicht ganz verständlich (FITTING 1906). Ferner hat HABERLANDT gefunden, daß sich der Reiz auch über eine Zone fortpflanzt, der wirklich die ganze Rinde mit den Siebröhren und mit den Schlauchzellen genommen ist. HABERLANDT hat versucht, durch eine Hilfshypothese diese zunächst etwas unbequeme Beobachtung seiner Auffassung anzupassen. Es wird sich aber vor allem darum handeln, nachzuweisen, ob die Beobachtung selbst richtig ist. FITTING konnte sie nicht bestätigen. Dieser Autor macht aber auf eine andere Tatsache aufmerksam, die gegen eine Flüssigkeitsverschiebung in den Siebröhren als Ursache der Reizleitung spricht. Es gibt eine ganze Reihe von Pflanzen (Neptunia, Biophytum, manche Cucurbitaceenranken), bei denen trotz intensiver und schneller Reizung niemals ein Tropfenaustritt aus der Wunde zu beobachten ist; ein solcher muß aber unbedingt nachweisbar sein, wenn eine Strömung in den Siebröhren erfolgt. — So können wir also zurzeit keine abgeschlossene, einheitliche Erklärung für den Vorgang geben, der schon so oft studiert wurde.

Ob die Reizleitung nach Berührung mit der nach Verwundung übereinstimmt, läßt sich nicht sagen. Daß die Annahme einer rein mechanischen Transmission des Reizes hier noch größeren Schwierigkeiten begegnet als bei dem Verwundungsreiz, hat FITTING (1906, S. 246) ausgeführt.

In Bezug auf Empfindlichkeit und auf die Mechanik der Reiz-

krümmung stimmen gewisse Staubgefäße vollkommen mit Mimosa überein; die von ihnen ausgeführten Bewegungen haben aber eine ganz andere biologische Bedeutung. Wir halten uns an die durch PFEFFER genauer studierten Cynareen, speziell Centaurea (Fig. 170). Die fünf Staubbeutel sind verwachsen und bilden eine Röhre um den Griffel; von dieser gehen in leichter Auswärtskrümmung die fünf freien Filamente ab, die weiter unten an der Corolle inseriert sind (*A*). Werden die Filamente berührt, so verkürzen sie sich und strecken sich gerade (*B*); dadurch wird die Antherenröhre herabgezogen und die Pollenkörner werden von den Fegehaaren des Griffels herausgebürstet; die Reizbewegung ist also offenbar eine Einrichtung zur Bestäubung der Pflanze durch Insekten. Auf die Berührung reagiert n u r das direkt betroffene Filament, eine Reizleitung findet n i c h t statt. Nach LINSBAUER (1905) dauert es bei gut reizbaren Staubfäden von Centaurea americana weniger als eine Sekunde, bis nach Berührung die Kontraktion erfolgt. Diese wird in 7—13 Sekunden ausgeführt, und in den folgenden 50—60 Sekunden wird wieder die ursprüngliche Länge des Staubfadens erreicht, womit dieser dann wieder reizbar ist. Die Versuche können auch am einzelnen isolierten Filament ausgeführt werden. So läßt sich leicht konstatieren, daß die Verkürzung bei der Reizung 10, 20, selbst 30 Proz. der ursprünglichen Länge betragen kann. Das Filament hat einen sehr einfachen anatomischen Bau: ein dünnes Gefäßbündel wird von dem allein reizbaren Parenchym umgeben. Dieses verliert durch die Reizung an Expansionskraft, und es tritt, wie bei Mimosa, Wasser in die Interzellularen, während das Volumen des Filamentes beträchtlich abnimmt. Hat man die Interzellularen zuvor mit Wasser injiziert, so tritt dieses bei der Reizung an der Schnittfläche aus, während für gewöhnlich die Interzellularen zur Aufnahme der ausgeschiedenen Flüssigkeit genügen. Bei den Cynareen läßt sich mit Sicherheit nachweisen, daß an der Abnahme der Expansion die Zellhaut nicht beteiligt ist, denn ihre Elastizität ist in dem eben kontrahierten Filament gerade so groß, wie in dem expandierten, das man, zur Vermeidung einer Reizung durch den Zug, zuvor chloroformiert hat. Auch während der Reizung ändert sich nichts in der Beschaffenheit der Membran, denn ein Gewicht, das ein eben kontrahiertes Filament auf die ursprüngliche Länge dehnt, genügt auch, um jede Kontraktion bei der Reizung zu verhindern (PFEFFER 1873 a; 1890, S. 326). Es muß bei der Reizung eine Abnahme des Druckes des Zellinhaltes, wahrscheinlich also des osmotischen Druckes, eintreten, die sich nach PFEFFER auf 1 bis 3 Atmosphären belaufen dürfte. Die Pflanze nutzt indes nicht den ganzen elastischen

Fig. 170. Staubblätter von Centaurea Jacea, nach Entfernung der Krone. *A* ungereizt, *B* gereizt, *c* Corollabasis, *s* Staubfäden, *a* Antheren, *g* Griffel, *p* Pollen. Vergr. Aus „Bonner Lehrbuch".

Spielraum der Membran aus. Das nach Reizung kontrahierte Filament kann durch Plasmolyse noch beträchtlich mehr verkürzt werden; das expandierte andrerseits kann innerhalb der Elastizitätsgrenze noch mechanisch gedehnt werden. Die durch Plasmolyse spannungslos gewordene Zellhaut erfährt keine dauernde Verlängerung, wenn sie durch Zug um 100 Proz. verlängert worden ist. In Beziehung auf ihre Dehnbarkeit stehen die Cynareenfilamente ganz einzig in der Pflanzenwelt da (vgl. S. 499).

Außer bei den Cynareen finden sich solche reizbare Filamente auch noch bei vielen Compositen aus den anderen Unterfamilien (HANSGIRG 1890), und Krümmungen von Filamenten auf Stoßreiz treten ferner bei Cacteen, Cistineen, Mesembryanthemaceen, Tiliaceen, Portulacaceen und Berberideen auf. Die Filamente dieser Pflanzen sind bald einseits, bald auch allseits reizbar, ihre Reizkrümmung ist bald nach innen, bald nach außen gerichtet; überall aber scheint die Art der Reizbarkeit und die Ausführung der Bewegung wie bei Mimosa zu sein. Eine Reizleitung ist jedoch nur bei Sparmannia bekannt (HANSGIRG 1890). — In den meisten Fällen stehen diese Bewegungen in offenbarer Beziehung zur Bestäubung der Blüten. — Neben vereinzelten „reizbaren" Griffeln (Arctotis, MINDEN 1901) sind namentlich Narben bekannt, deren beide Schenkel sich auf Stoßreiz hin bis zur Berührung nähern; sie treten besonders in den Familien der Scrophularineen, Acanthaceen, Pedalineen, Bignoniaceen und bei den Capparideen auf. Physiologisch sind diese Narbenbewegungen noch wenig genau untersucht. Man wird aber annehmen dürfen, daß auch bei ihnen die Einkrümmung durch Sinken des osmotischen Druckes zustande kommt. In einzelnen Fällen ist auch Reizleitung von dem einen zum anderen Narbenschenkel konstatiert. Diese Leitung wird hier offenbar in anderer Weise bewerkstelligt als bei Mimosa. OLIVER (1887) vermutet, daß sich der Reiz durch die Protoplasmaverbindungen fortpflanzt; jedenfalls tritt nach Durchschneidung der Gefäßbündel die Reizleitung noch ebensogut ein als zuvor. — Auf eine einfache Berührung bezw. auf einen Stoß hin, bleibt die Narbe nur kurze Zeit geschlossen. Nach Wiederöffnung ist sie von neuem reizbar. BURCK hat aber die interessante Beobachtung gemacht, daß die Narben von Mimulus luteus geschlossen bleiben, wenn bei der Berührung zugleich Pollenkörner auf sie gelangen; Torrenia Fournieri schließt die Narben dauernd, wenn Pollen aus den großen Staubfäden auf sie gelangt, dagegen öffnen sich die Narben wieder, wenn der Pollen der kleinen Stamina oder derjenige fremder Pflanzen benutzt wird. So dürfte also der Nutzen des Narbenschlusses in der Abhaltung fremden Pollens liegen. — Sowohl bei reizbaren Narben wie bei reizbaren Staubgefäßen hat HABERLANDT (1901) anatomische Einrichtungen aufgefunden, die mit der Aufnahme des Reizes in Verbindung gebracht werden müssen. Wir verweisen auf seine Darstellung.

Vorlesung 40.

Rückblick auf die paratonischen Reizbewegungen. Autonome Bewegungen.

Wir sagten in unserer ersten Vorlesung, daß nicht bei allen Pflanzen ohne weiteres Bewegungen wahrzunehmen seien. Schon jetzt, wo wir nur die Lage- und Formveränderungen der festgewurzelten Gewächse studiert haben und die Ortsveränderungen freibeweglicher Pflanzen noch nicht kennen, müssen wir zugeben, daß der Eindruck der Bewegungslosigkeit, den der Laie von der Pflanzenwelt hat, ein ganz falscher ist. Genauere Beobachtung hat uns ja mit einer Fülle von Bewegungen bekannt gemacht, und diese sind nur deshalb weniger auffallend als die Bewegungserscheinungen bei den Tieren, weil sie langsamer verlaufen. Es ist aber selbstverständlich, daß für die wissenschaftliche Betrachtung die Schnelligkeit einer Bewegung nicht in erster Linie in Betracht kommt; wir fragen vielmehr zunächst nach der Art der Bewegung. nach ihren Ursachen, nach den Mitteln, mit denen sie ausgeführt wird, und endlich nach der Bedeutung, die ihr für das Leben des Organismus zukommt. In Bezug auf die Mehrzahl dieser Punkte hat sich nun gerade in den letzten Jahren eine überraschende Uebereinstimmung zwischen den in den Vorlesungen 32—39 besprochenen pflanzlichen Reizbewegungen und gewissen Bewegungen der Tiere ergeben, und bei den in Vorlesung 42 noch zu besprechenden lokomotorischen Richtungsbewegungen tritt diese Analogie noch auffallender hervor.

Wir nannten in Vorlesung 32 die bisher behandelten Bewegungen paratonische, induzierte oder Rezeptionsbewegungen und stellten ihnen die autonomen oder spontanen Bewegungen gegenüber. Den Unterschied zwischen beiden haben wir schon an jener Stelle kurz begründet; ehe wir aber jetzt die autonomen Bewegungen näher studieren, müssen wir ihre Differenz gegenüber den paratonischen dadurch etwas genauer zu präzisieren suchen, daß wir die allgemeinen Charakterzüge der Reizbewegungen schärfer hervorheben, als das bisher geschah (vgl. bes. PFEFFER 1893, NOLL 1896, FITTING 1905—1907).

Die Reizbewegungen kommen nur unter dem ständigen Einfluß der Außenwelt auf die Pflanze zustande, und dieser Einfluß der Außenwelt ist ein doppelter: sie liefert einmal die allgemeinen (formalen) Bedingungen, ohne die eine Reizbewegung so wenig zustande kommt wie irgend eine andere Lebenserscheinung; sie gibt andrerseits auch die spezifischen Reize ab. Beide Wirkungen der Außenwelt bedürfen jetzt näherer Erläuterung, wobei wir mit den Reizen beginnen.

Wir haben schon früher die Reizbewegungen als ausgelöste wegungen (PFEFFER 1893: Physiol. I, 9 und II, 80) bezeichnet: it soll gesagt sein, daß die als Reiz wirkenden Faktoren nur die nlassung für den Organismus sind, mit Hilfe der eigenen giemittel die Bewegung auszuführen. Die Reizursache liefert

also nie die Energie für das Geschehen. Das ergibt sich schon daraus, daß keine bestimmte Proportion zwischen dem Energiewert des Reizes und der ausgelösten Reaktion besteht. Die Reaktion vollzieht sich immer unter Energieaufwand, aber der Reiz kann ebensowohl in Energiezufuhr wie in Energieentziehung bestehen; das letztere trifft z. B. zu, wenn die Herabsetzung der Temperatur den Reiz liefert (vgl. S. 594). Man sagt nun, der Reiz löse die Reaktion aus, er veranlasse oder induziere sie, und deshalb spricht man von induzierten Bewegungen; man schreibt ferner der Pflanze die Fähigkeit zu, den Reiz „wahrzunehmen" (zu „perzipieren") oder ihn aufzunehmen (zu „rezipieren"), und daher ist der Name „Rezeptionsbewegungen" abzuleiten. Was wir bisher von Bewegungsreizen kennen gelernt haben, waren äußere Reize: das Licht, die Wärme, die Elektrizität, die Schwerkraft, chemische und mechanische Einwirkungen von Körpern; so gut wie bei der Formbildung der Pflanze existieren aber auch bei den Bewegungen innere Reize, und auf diese werden wir noch im Laufe der heutigen Vorlesung zu sprechen kommen.

Wenn das Wesen der Reizerscheinungen in Auslösungen liegt, so ist damit schon gesagt, daß es sich da um Vorkommnisse handelt, die nicht auf die Organismen beschränkt sind; wir bedienen uns vielmehr der Auslösungen ganz außerordentlich häufig bei unseren Mechanismen, und da bei diesen die Kausalzusammenhänge wegen der einfacheren Verhältnisse ungleich durchsichtiger sind als bei den Organismen, so können wir uns das Prinzip der Auslösungen an den Mechanismen viel leichter klar machen als an Organismen (vgl. Pfeffer 1893). Wir wählen als Beispiel ein Läutewerk, das durch Elektrizität getrieben wird. Es besteht aus der Klingel, den Elementen und der Leitung. Die elektrische Klingel ist der Mechanismus, der durch den aus den Elementen kommenden Strom in Gang gesetzt wird. Für gewöhnlich ist aber die Leitung, die von der Elektrizitätsquelle zu der Klingel führt, unterbrochen, und nur wenn sie „geschlossen" wird, tritt Läuten ein. Dieses Schließen der Leitung interessiert uns näher, denn es handelt sich dabei um die „Auslösung" der Klingeltätigkeit. Zur Unterbrechung und zum Schließen des Stromes verwendet man den Taster; die nötige metallische Verbindung zwischen den Drahtenden wird durch Niederdrücken einer Metallfeder erzielt. Man sieht sofort ein, daß die Größe des aufzuwendenden Druckes in gar keiner Beziehung zu der Stärke des erfolgenden Glockensignals steht. Je nach der Konstruktion unseres Tasters wird ein leichter Fingerdruck genügen, oder es wird etwa des Aufwandes der ganzen Kraft eines Menschen bedürfen, um den Strom zu schließen; sowie aber der Druck stark genug ist, diese Schließung zu erzielen, dann funktioniert die Klingel immer in der gleichen Weise, solange der elektrische Strom, der sie jetzt durchfließt, ungeändert bleibt. Heben wir den Druck auf den Taster auf, so kehrt die Feder wieder in ihre Ruhelage zurück, der Strom hört auf und die Klingel steht still.

Es würde nun keine Schwierigkeiten verursachen, andere „Taster" zu konstruieren, in denen ein Stromschluß anstatt durch eine mechanische Wirkung etwa durch Magnetismus, Elektrizität, Wärme oder Licht zustande käme. Wir brauchen die Konstruktion der betreffenden Apparate hier nicht zu schildern, es genügt zu wissen, daß dieselbe für jeden einzelnen auslösenden Faktor eine andere sein muß.

[illegible] Bau des „Tasters“ reagiert also die Klingel nur auf [illegible]zige auslösende Ursache; der Mechanismus „spricht auf [illegible]nwirkung an“; man könnte auch sagen: er ist für diesen [illegible]mpfindlich“. Es ist klar, daß ein mechanischer Druck auf [illegible]eliebige Stelle des Systems außerhalb des Tasters, oder. [illegible]gemein gesagt, daß die auslösende Wirkung an einer anderen Stelle [illegible] ein „Empfangsapparat“ vollkommen erfolglos bleibt.

Dieser einfache Apparat kann uns zur Erläuterung vieler Reizerscheinungen dienen. So wenig wie der Druck auf den Taster die Kraft liefert, die den Hammer bewegt, so wenig leistet etwa der „Kontakt“ bei der Ranke, der „Stoß“ bei der Mimose, die Schwerkraft oder das Licht bei geo- bezw. heliotropischen Bewegungen die Arbeit. Wir haben freilich gesehen, daß man anfangs beim Studium des Geotropismus den Versuch machte, die Schwerkraft als Energiequelle für die eintretende Krümmung hinzustellen. Was aber beim Geotropismus erst im Laufe vieler Jahre und durch ernste Arbeit erkannt wurde, das war beim Heliotropismus selbstverständlich. Niemand konnte annehmen, daß die Stengel der Pflanze vom Sonnenlicht angezogen, die Wurzeln abgestoßen würden. Selbst die ältere Erklärung der heliotropischen Erscheinungen (DE CANDOLLE), die wir als eine mechanische bezeichnet haben, ist nicht mechanisch in dem Sinne gewesen, wie wir das jetzt meinen, sie hat doch immer mit einer „Reizwirkung“ des Lichtes gerechnet.

Bleiben wir also einmal beim Heliotropismus, so wäre die heliotropische Krümmung als ausgelöste Reaktion dem Ertönen der Klingel in unserem Läutewerk gleichzusetzen. Die Tätigkeit der Klingel ist uns mechanisch begreiflich; wir verstehen, daß ein solcher Apparat vermöge seines Baues so und nicht anders funktionieren kann, wenn ihn ein elektrischer Strom durchfließt. Warum jedoch die Pflanze bei einseitigem Lichteinfall gerade eine Krümmung macht, das wissen wir nicht, wir müssen aber annehmen, daß diese Erscheinung mit derselben Notwendigkeit aus der „Maschinenstruktur“ der Pflanze folgt, wie das Läuten aus der Struktur der elektrischen Klingel. Ganz irrelevant ist es, daß bei der Pflanze Turgor- oder Wachstumskraft bei der Klingel die Elektrizität als Betriebskraft funktioniert. Dem auslösenden Druck auf den Taster ist die Wirkung des Sonnenlichtes auf die Pflanze gleichzusetzen; wiederum ist uns der Empfangsapparat beim Mechanismus völlig verständlich, während wir ihn beim Organismus überhaupt gar nicht kennen. Wir können nur feststellen, wo der Empfangsapparat bei der Pflanze sich befindet, und wir haben gesehen, daß er in manchen Fällen mit der Reaktionszone zusammenfällt, in anderen räumlich von ihr getrennt ist; sein Bau aber liegt wahrscheinlich jenseits der Grenze mikroskopischer Wahrnehmung, und deshalb können wir über sein Funktionieren nicht einmal Vermutungen aufstellen. Das gleiche gilt übrigens für alle anderen Reizerscheinungen: der Bau und die Tätigkeit des Perzeptionsapparates ist überall gänzlich unbekannt, wenn auch die Bedingungen, unter denen er funktioniert, bald genau, bald weniger genau festgestellt werden konnten.

Sehr viele Pflanzen führen Krümmungen, die sich von den heliotropischen nicht oder nur in unbedeutenden Punkten unterscheiden, auch nach Einwirkung anderer Reize aus. Je nach der Natur dieser Reize bezeichnet man die Bewegungen dann als geo-, chemo-,

thermotropische etc. Diese Krümmungen verdanken also vermutlich der gleichen Maschinenstruktur ihre Entstehung wie die heliotropische, aber zur Aufnahme der betreffenden Reize werden wir einen anderen Bau der Perzeptionsapparate voraussetzen müssen; und zwar wird wohl für jeden Reiz ein spezifischer Empfangsapparat bestehen, so gut wie der Taster unseres Läutewerkes für Druck anders als für Elektrizität, Licht etc. eingerichtet sein muß. — Tritt uns so einerseits an der Pflanze die gleiche Reaktion bei ungleicher Perzeption entgegen, so fehlt es doch nicht an Beispielen für das umgekehrte Verhalten: ungleiche Reaktion auf gleiche äußere Einflüsse. So reagiert unter der Einwirkung der Schwerkraft die Wurzel positiv, der Stengel negativ geotropisch; ferner veranlaßt derselbe äußere Faktor, der den e i n e n Pflanzenteil zu einer Krümmung nötigt, einen anderen zu einer Torsion, und dieselbe ungleiche Beleuchtung, die K r ü m m u n g e n bewirkt, kann auch die S y m m e t r i e einer Pflanze beeinflussen, sie kann zu e i n s e i t i g e r Organbildung, z. B. zur Entstehung von Wurzeln, Wurzelhaaren oder Geschlechtsorganen auf der Schattenseite führen.

Die Pflanze ist demnach in mehrfacher Weise komplizierter als der einfache Mechanismus, das Läutewerk, dessen wir uns zur Illustration der Auslösungsvorgänge bedient haben. Wollen wir den Vergleich mit der Pflanze weiterführen, so müssen wir nicht nur verschiedene Taster an unserem Modell voraussetzen, die auf differente Außeneinflüsse ansprechen, sondern wir müssen auch dafür sorgen, daß der ausgelöste Strom nicht nur eine Klingel in Tätigkeit setzen kann. Wir müssen z. B. dem Strom außerdem die Möglichkeit geben, durch eine Glühlampe oder ein Silbervoltameter zu gehen. Sorgen wir dafür, daß der Strom bald in diesen, bald in jenen Apparat eintritt, so wird unser Modell je nach Umständen eine ganz verschiedene Arbeit leisten. Die Einschaltung eines der drei Apparate in den Stromkreis könnte durch äußere Umstände oder durch innere Bedingungen des Gasamtmechanismus veranlaßt werden. Von äußeren Umständen kommt entweder der auslösende Reiz selbst oder irgend ein anderer Faktor in Betracht; innere Bedingungen könnten z. B. in der Art wirken, daß durch die Konstruktion des Apparates zunächst stets das Voltameter in Gang gesetzt würde, und daß darauf, wenn dieses eine gewisse Menge von Silber abgeschieden hat, die Klingel in Tätigkeit tritt; nach einer bestimmten Tätigkeit der Klingel oder des Voltameters könnte dann endlich die Lampe zu leuchten beginnen etc.

Mit solchen Annahmen haben wir aber noch nicht entfernt die Komplikation des Organismus erreicht. Vor allem haben wir daran zu denken, daß ein und derselbe äußere Faktor in ganz verschiedener Weise auf die Pflanze einwirkt. So kann z. B. das Licht, wenn es in konstanter Intensität die Pflanze überall gleichmäßig trifft, den Anlaß zu einer Reizerscheinung geben; die Reaktion der Pflanze auf diesen Reizanlaß äußert sich in der Wachstumsgeschwindigkeit. Ein ganz anderer Reizanlaß wird durch e i n s e i t i g einfallendes Licht gegeben; auf dieses reagiert die Pflanze unter anderem vielfach mit heliotropischen Krümmungen. Im Gegensatz zu diesen ö r t l i c h e n stehen dann die z e i t l i c h e n Differenzen in der Lichtintensität, die zu den nyktinastischen Bewegungen führen. Der Reizvorgang bei Heliotropismus, Nyktinastie und Etiolement differiert nun aber

zweifellos nicht nur etwa darin, daß ein und dasselbe Perzeptionsorgan mit verschiedenen Reaktionen verknüpft ist. Vielmehr müssen schon am Anfang des Reizvorganges, im Perzeptionsprozeß, Differenzen auftreten. Wir wollen versuchen, das wenigstens für Etiolement und Heliotropismus auszuführen.

Die Reizwirkung der Lichtintensität können wir uns vielleicht in der Weise vorstellen, daß in jeder Zelle eine der Lichtintensität proportionale Menge gewisser Substanzen entsteht, die das Protoplasma im Wachstum hemmen. Würde nun jede Zelle für sich reagieren, so müßten sich bei Verdunklung der Pflanze alle Organe in gleicher Weise verlängern. Tatsächlich lehrt aber die Erfahrung, daß sich die Blätter anders verhalten als die Stengel. Trotz der wahrscheinlich in beiden gleichartigen Perzeption tritt eine ganz verschiedene Reaktion ein, die offenbar durch die Korrelation der Teile bedingt ist.

Anders und komplizierter wird die Sache beim Heliotropismus. Wir haben ja seinerzeit die „Etiolementstheorie" des Heliotropismus mit guten Gründen abgewiesen. Aehnliche Gründe könnten wir anführen, wenn etwa jemand eine thermotropische oder chemotropische Krümmung in der Weise erklären wollte, daß er sagte, das betreffende Objekt wachse an jeder Längslinie mit der Geschwindigkeit, die der betreffenden Temperatur oder der betreffenden Konzentration eines Stoffes entspräche; die Tatsachen widerlegen eine solche Annahme schlagend, denn unter Umständen kann z. B. diejenige Seite, die vom Temperaturoptimum entfernter ist, stärker wachsen, als die andere (vgl. S. 567). Daß die heliotropische Krümmung nicht einfach durch ungleichseitiges Etiolement erzielt wird, kann man auch aus dem Verhalten der Paniceenhypokotyle entnehmen. Diese reagieren zwar auf Lichtverminderung durch Etiolementserscheinungen (Fitting, briefl. Mitteilung), aber sie können heliotropische Krümmungen nur auf Erregungen hin, die von der Spitze kommen, ausführen (S. 557). Auch andere, an Gramineenkeimlingen ausgeführte Versuche (S. 562) zeigen deutlich, daß die ungleiche Beleuchtung zweier Längshälften keineswegs eine notwendige Bedingung für die heliotropische Reizung ist. Nach Fitting muß man annehmen, daß die heliotropische Wirkung des Lichtes darauf beruht, daß es in dem empfindlichen Organ eine „polarisierte" Struktur erzeugt. Die Pflanze muß dann die Fähigkeit haben, die Richtung der durch das einseitig einfallende Licht hergestellten Polarität wahrzunehmen. Sie muß offenbar die Divergenz dieser neu induzierten Polarität von der schon in ihrem ganzen Bau bestehenden Polarität empfinden. Damit schreiben wir ihr aber die Fähigkeit zu, zwei Zustände miteinander vergleichen zu können. Die Befähigung zum Vergleichen wird uns auch durch andere Erscheinungen beim Heliotropismus aufgedrängt. Wenn wir nämlich Licht von zwei Seiten auf die Pflanze einfallen lassen, dann sehen wir, daß ein ganz bestimmtes Verhältnis der Intensität gegeben sein muß, wenn eine heliotropische Bewegung erfolgen soll (S. 562). Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß im wesentlichen bei allen Tropismen die gleichen Verhältnisse wiederkehren, wie beim Heliotropismus, so daß also bei allen eine „Unterschiedsempfindlichkeit" in der Pflanze bestehen w[illegible]ser Ausdruck[1]) wie auch der Ausdruck „Vergleich" könnte

der Uebertragung von Ausdrücken, die eigentlich psychische Vor-[illegible]n, auf physiologische Erscheinungen vgl. man Haberlandt 1905.

den Verdacht erwecken, daß es sich da um psychische Fähigkeiten der Pflanze handle. Wenn man bei einer Psyche an Bewußtsein denkt, so muß man zweifellos eine solche Vermutung weit abweisen. Nichts spricht dafür, der Pflanze irgend eine, wenn auch noch so primitive Form von Bewußtsein zuzuschreiben. Schon eher könnte man daran denken, die in Rede stehenden Bewegungen der Pflanzen mit denjenigen Bewegungen der Tiere zu vergleichen, die zwar unter Ausschaltung des Bewußtseins aber doch unter Mitwirkung der Nerven und eines Zentralorgans von statten gehen, mit den sog. Reflexbewegungen. In der Tat ist denn auch dieser Vergleich öfter durchgeführt worden (OLTMANNS 1892, CZAPEK 1898). Gerade der charakteristische Punkt der Reflexbewegung, die im Zentralorgan erfolgende Umsetzung einer zugeleiteten sensorischen in „motorische" Erregung fehlt zweifellos der Pflanze völlig, da sie eben ein der Ganglienzelle entsprechendes Zentralorgan durchaus entbehrt (vgl. FITTING 1906, S. 239).

Wenn wir somit das Vorkommen echter Reflexe in der Pflanze leugnen, so müssen wir um so entschiedener betonen, daß einfachere Formen von Reizleitung mit größter Sicherheit und in weitester Verbreitung vorkommen. Unter Hinweis auf FITTINGS (1905, 1906) treffliche Darstellung der Reizleitungsvorgänge und auf das früher an mehreren Orten über diese Gesagte bemerken wir hier nur kurz, daß offenbar zweierlei Typen von Reizleitung im Pflanzenreich existieren, deren keiner mit der Leitung in tierischen Nerven übereinstimmen dürfte. Die eine Form erfolgt gradlinig im Gefäßbündel auf weite Strecken und mit ansehnlicher Geschwindigkeit, und es handelt sich bei ihr vielleicht um eine ziemlich grob-mechanische Leitung des Reizes (vgl. S. 613). Im Gegensatz dazu pflanzt sich in anderen Fällen der Reiz im gewöhnlichen Parenchym allseitig von Zelle zu Zelle fort. Hierbei kann vielleicht, wenn die Reaktion in relativ einfachen Vorgängen besteht, eine chemische Veränderung durch das Gewebe fortschreiten und überall, wo sie hinkommt, die Erregung des Protoplasmas bewirken. Wenn aber als Erfolg der Reizung eine tropistische Krümmung eintritt, muß ein nicht näher bekannter „polarisierter Zustand", der schon im Perzeptionsorgan entstanden ist, von Zelle zu Zelle weitergegeben werden.

Ein Blick auf diese Reizleitungen wie überhaupt auf die zuletzt besprochenen Reizerscheinungen zeigt, wie einfach der von uns als Modell benutzte Mechanismus ist gegenüber der lebenden Pflanze. Bei dieser liegen zweifellos oft ganze Ketten von Auslösungen zwischen der ersten Reizwirkung und den letzten, äußerlich sichtbaren Reizerfolgen.

Einfache Mechanismen, wie unser elektrisches Läutewerk, können uns aber noch dazu dienen, manche Vorkommnisse bei Reizerscheinungen verständlich zu machen, so z. B. die Beziehungen zwischen Reizkraftgröße und Reaktionsgröße. Bleiben wir beim gewöhnlichen Taster, so zeigt uns dieser, daß eine gewisse Größe der auslösenden Kraft nötig ist, damit eine Perzeption erfolgen kann. Jeder Druck, der die Feder nicht so weit hinabdrückt, daß sie Kontakt erhält, erreicht den „Schwellenwert" des Reizes nicht und erzielt also auch bei beliebiger Dauer keine Reaktion. Jeder Druck, der zum Kontakt führt, löst aber auch gleich die Reizreaktion in ihrer ganzen Größe aus. Analoge Verhältnisse haben wir bei Mimosa angetroffen. Bei anderen Reizerscheinungen, z. B. beim Geotropismus (S. 522 u. 536), sahen wir aber Veränderung der Reaktion, wenn die Intensität der auslösenden

Kraft zu- oder abnahm. Es würde keine Schwierigkeit machen, einen Taster so zu bauen, daß mit Zunahme des auf ihn ausgeübten Druckes immer mehr Elemente ihren Strom in die Leitung ergössen, und dementsprechend die Leistung des Apparates in einem beliebigen Verhältnis zur Größe der auslösenden Kraft zunähme. Die erst positive, dann mit Zunahme der Lichtintensität später negative Reaktion einer heliotropischen Pflanze ließe sich ebenfalls durch ein elektrisches Modell darstellen, in welchem etwa ein Stab bei fortdauernd gesteigertem Druck auf einen Taster erst nach der einen, dann nach der anderen Seite sich böge. Solche Konstruktionen können jedenfalls zeigen, daß die bei allen Reizerscheinungen eintretenden Regulationen, die ja in der Regel zweckmäßig erscheinen, nichts für die organische Natur Charakteristisches sind: sie finden ja auch an unseren Maschinen ausgiebige Verwendung. Wir sehen aber von weiteren Ausführungen in dieser Hinsicht ab, weil sie den Anfänger leicht dazu verleiten könnten, die Vorgänge in der Pflanze sich einfacher vorzustellen, als sie sind. Wir möchten deshalb nochmals auf die soeben erwähnte Kette von Erscheinungen hinweisen, die im Organismus zwischen Reizaufnahme und Reizreaktion in der Regel liegen dürfte und die in unseren Beispielen von Mechanismen auf ein Minimum reduziert ist.

Wenn wir nach allen diesen Ausführungen jedenfalls einen prinzipiellen Unterschied zwischen der Auslösung am Mechanismus und dem Reiz am Organismus nicht anerkennen, dann ist damit eigentlich der Reizbegriff überflüssig. Wir behalten ihn zunächst aus historischen Gründen bei, dann aber auch deshalb, weil wir mit seiner Verwendung sofort den Organismus als Schauplatz des Geschehens bezeichnen und zugleich andeuten, daß uns der Vorgang der Auslösung sowie die ganze Kette von Erscheinungen bis zur Reaktion noch ganz in Dunkel gehüllt ist (PFEFFER 1893).

Wie bei jedem Mechanismus, so müssen auch im Organismus eine Anzahl von Bedingungen erfüllt sein, wenn er funktionieren soll. Neben inneren wirken auch eine Anzahl von äußeren Faktoren als solche formale Bedingungen (PFEFFER, Phys. II, 76); ihre Bedeutung ist zum Teil ganz selbstverständlich, zum Teil aber auch noch ganz unaufgeklärt. Die Notwendigkeit des Wassers und gewisser Baustoffe leuchtet ja ohne weiteres ein; auch die Bedeutung des Sauerstoffes ist leicht zu verstehen: er unterhält die Atmung, und an diese ist im allgemeinen die Ausführung von Bewegungen geknüpft. Neben solchen stofflichen Einflüssen ist dann die Wärme und das Licht zu nennen: ein bestimmtes Ausmaß der Wärme, eine bestimmte Temperatur, ist eine der allgemeinsten formalen Bedingungen pflanzlicher Existenz, während bestimmte Lichtintensitäten nur für einzelne, durchaus nicht für alle Reizvorgänge erforderlich sind. Zu den formalen Bedingungen gehört schließlich auch noch das Fehlen schädlicher Einwirkungen der Außenwelt, die Abwesenheit der Gifte und Narcotica, die je nach Konzentration nur eine Verlangsamung der Reizbewegung oder deren gänzliche Aufhebung oder endlich sogar den Tod des Organismus herbeiführen. Jede ungenügende Erfüllung der f[illegible] Bedingungen führt übrigens zunächst zu Starrezuständen; [illegible]cht von Kälte- und Wärmestarre, von Trockenstarre etc. etc.; [illegible]rezustand geht bei längerer Dauer in ein Absterben über.

Alle diese Tatsachen sind uns nicht neu. Wir haben sie nur wiederholt, um einige allgemeine Bemerkungen an sie anzuknüpfen. Wir fragen zunächst nach der Bedeutung der Intensität dieser Faktoren. In dieser Hinsicht liegt uns ein reiches Material vor, denn wir haben bei fast allen Lebenserscheinungen festgestellt, daß die Wirkung der formalen Bedingungen in höchst auffallender Weise von ihrer Intensität abhängt, indem gewöhnlich eine eingipflige Abhängigkeitskurve mit den bekannten drei Kardinalpunkten, dem Minimum, Optimum und Maximum, existiert. Vielfach ist die Meinung verbreitet, diese Form der Abhängigkeit sei auf Organismen beschränkt. Das ist indes durchaus nicht der Fall. Es sei zunächst daran erinnert, daß es auch auf anorganischen Gebieten Vorgänge gibt, die sich mit ausgesprochenem Minimum, Optimum und Maximum vollziehen (ERRERA 1896). So hat die Wasserlöslichkeit des $NaSO_4$ ihr Minimum bei 0°, ihr Maximum bei 100° und ihr Optimum bei 33°. Viel mehr an den Organismus erinnert das Betol (vgl. TAMMAN 1898); es schmilzt bei 96° und bleibt bei Abkühlung so lange flüssig, als seine Temperatur über + 25° und unter — 5° erhalten wird; auch wirken die Temperaturen oberhalb des Minimums (—5°) und unterhalb des Maximums (+ 25°) durchaus nicht alle gleich, sondern es tritt bei 10° ein ausgesprochenes Optimum auf, insofern als da in der Zeiteinheit viel mehr Kristalle entstehen, als bei anderen Temperaturen. — Es ist freilich fraglich, ob derartige Vorkommnisse mehr als eine äußere Aehnlichkeit mit der Abhängigkeit des Organismus von der Außenwelt besitzen. Uns erscheint es wahrscheinlicher, daß die Optimumkurven, die so häufig als Ausdruck der Abhängigkeit von äußeren Faktoren gefunden werden, allgemein in der Weise zustande kommen, wie das S. 142 für die Assimilationskurve erörtert wurde. Demnach geht die Optimumkurve als Resultante aus zwei Kurven hervor, deren eine die Schädigung, deren andere die Stimulierung des Organismus durch den gleichen Faktor ausdrückt.

Wenn demnach schon bei einem einzelnen Vorgang, wie bei der Assimilation, die Temperatur eine doppelte Rolle spielt, so können wir uns nicht wundern, daß die Kurven für die anderen Prozesse, die von der Temperatur abhängen, ganz verschieden von der für die Assimilation geltenden ausfallen. In der Tat erhielten wir eine andere Abhängigkeitskurve für die Assimilation als für die Atmung oder für das Wachstum. Wir werden nicht daran zweifeln, daß für andere formale Bedingungen das gleiche gilt. Noch viel größer sind natürlich die Unterschiede für differente Organismen. Wenn wir uns da auf die Betrachtung der Abhängigkeit der Reizbewegungen vom Sauerstoff beschränken, so können wir uns nicht wundern, wenn etwa typische Anaerobionten gar keinen Sauerstoff brauchen, oder sogar bei seiner Gegenwart in eine Starre verfallen, während Aerobionten im allgemeinen bei seiner Abwesenheit starr werden. In hohem Grade auffallend ist es aber, daß auch die echten Aerobionten bezüglich der Lage des Sauerstoffminimums so große Differenzen an den Tag legen, wie das CORRENS (1892) konstatiert hat, der für die haptotropische Bewegung bei Passiflora mindestens 6 Proz. der normalen Menge von Sauerstoff in der Luft nötig fand, indes die Stoßreizbewegungen der Mimose und die Bewegungen des Drosera-Tentakels ohne Sauerstoff sich vollziehen konnten. Aber auch die verschiedenen Partialvorgänge einer einzelnen Reizbewegung haben wieder ein ungleiches Abhängig-

keitsverhältnis von äußeren formalen Bedingungen. Dieser Umstand erlaubte uns in gewissen Fällen, in denen andere Kriterien versagten, die einzelnen Phasen: die Perzeption, die Leitung, die Reaktion zu unterscheiden (vgl. S. 524). So gelingt es z. B. durch Verwendung von Chloroform die geotropische Reaktion aufzuheben, während die Perzeption nachweislich weiter besteht, und in anderen Fällen kann durch dasselbe Anaestheticum gerade umgekehrt die Reizperzeption aufgehoben werden, ohne daß die Beweglichkeit in nennenswerter Weise alteriert wird (vgl. ROTHERT 1903).

Zum Schluß werfen wir die Frage auf: wie wirken eigentlich die formalen Bedingungen? Wirken sie vermöge der ihnen innewohnenden Energie oder wirken sie auslösend? In weitaus den meisten Fällen können wir eine exakte Antwort auf diese Frage nicht geben: sicher ist aber, daß z. B. gewisse unentbehrliche Stoffe, weil sie die Betriebsenergie oder das Baumaterial liefern, energetisch wirken, während die Temperatur und überhaupt die Mehrzahl der formalen Bedingungen zweifellos nur als auslösende Faktoren in Betracht kommen. Unter diesen Umständen frägt es sich, wie wir die formalen Bedingungen von den „speziellen Reizen" unterscheiden können. In manchen Fällen läßt sich ein solcher Unterschied tatsächlich durchführen, nämlich dann, wenn die formale Bedingung als genereller Reiz für zahlreiche oder alle Lebensvorgänge in Betracht kommt, wie z. B. die Temperatur, und wenn der schlechtweg als „Reiz" bezeichnete Faktor als Ursache einer einzigen Veränderung, eben der Reizbewegung, erwiesen werden kann. Anderwärts ist aber eine solche Unterscheidung gar nicht möglich, und es kann namentlich bei gleichzeitiger Einwirkung vieler Faktoren durchaus zweifelhaft sein, welche von ihnen man als formale Bedingungen, welche als spezifische Reize zu betrachten hat.

Wenn wir uns die formalen Bedingungen alle etwa in optimaler Intensität gegeben denken und dafür sorgen, daß sie für längere Zeit konstant erhalten bleiben, und daß andere Einwirkungen von außen her ganz vermieden sind, dann können die bisher studierten Reizbewegungen nicht eintreten. Es wäre aber ein großer Irrtum, zu glauben, daß die Pflanze unter diesen Umständen bewegungslos wäre. Zunächst ist ja einleuchtend, daß die Bedingungen, die wir hergestellt haben, auch für das Wachstum günstig sind, und mit jedem Wachstum ist notwendig Bewegung gegeben. Wenn nun auch viele Pflanzenorgane unter gleichförmigen Außenbedingungen ein mehr oder minder geradliniges Wachstum zeigen, so führen doch andere Organe auch ohne spezielle äußere Reize Wachstumskrümmungen aus, die den bisher studierten „Reizkrümmungen" sehr ähnlich sehen. Aber auch die Variationskrümmungen stehen beim Fehlen der speziellen Krümmungsreize nicht allgemein still. Wachstums- und Variationsbewegungen, die nicht auf bestimmte äußere Reizursachen zurückgeführt werden können, die aber ganz in der gleichen Weise wie die Reizbewegungen von den formalen Bedingungen abhängig sind, nennt man autonome oder spontane Bewegungen. Jede Bewegung muß aber natürlich ihre Ursache haben, und der Ausdruck „spontan" ist durchaus nicht etwa mit „ursachelos" synonym. Wenn nun äußere Ursachen für diese Bewegungen bestimmt nicht existieren, so müssen wir eben innere annehmen. Ueberlegen wir uns, worin die inneren

Ursachen etwa bestehen könnten, so wird es uns im höchsten Grade wahrscheinlich dünken, daß es sich da um Veränderungen handeln dürfte, die nicht energetisch, sondern auslösend wirken. Mit anderen Worten, die spontanen Bewegungen wären ebenfalls als Reizbewegungen zu betrachten, aber die Reize sind bei ihnen keine äußeren, sondern innere und unbekannte. Wenn man den spontanen Bewegungen die bisher studierten als induzierte, d. h. von „Reizen induzierte" gegenüberstellt, so trifft also wahrscheinlich diese Bezeichnung den Kern der Sache durchaus nicht. Wir können es nicht beweisen, aber es ist uns doch sehr wahrscheinlich, daß die autonomen Bewegungen ebenfalls induzierte, aber durch innere Reize induzierte Erscheinungen sind. — Unsere Aufgabe wird es nun sein, diese autonomen Bewegungen kennen zu lernen. Wie bemerkt, kann man auch bei ihnen je nach den Mitteln der Ausführung Variations- und Nutationsbewegungen unterscheiden.

Bei Besprechung der nyktinastischen Gelenkbewegungen haben wir gesehen, daß diese periodischen Schwingungen auch bei konstanter Temperatur im dunkeln Raum sich noch eine Zeitlang ungefähr in der Tagesperiode fortsetzen; da sehen wir dann Nachwirkungsbewegungen, die man mit autonomen Schwingungen nicht verwechseln darf. Sehr deutlich sind sie z. B. bei Mimosa und Acacia, aber sie kommen durchaus nicht allen mit Gelenk versehenen Blättern zu. Wenn wir etwa Kleepflanzen im Dunkeln untersuchen, so sehen wir da sehr lebhafte Hin- und Herschwingungen der Blättchen, allein irgendwelche Beziehungen zur Tagesperiode sind nicht zu entdecken (PFEFFER 1875). Hier haben wir also echte autonome Bewegungen vor uns und zwar autonome periodische Bewegungen. Sie fehlen am Licht durchaus nicht, nur werden sie da vielfach durch die mit größerem Ausschlag operierenden paratonischen (nyktinastischen) Bewegungen verdeckt. Eine Pflanze, an der solche periodische autonome Bewegungen auch am Licht jederzeit mit großer Deutlichkeit wahrgenommen werden können, ist die Oxalidee Averrhoa bilimbi. Auch bei konstanter Temperatur und Beleuchtung machen ihre Fiederblättchen fortwährend hin und her gehende Schwingungen (DARWIN 1881), indem sie sich plötzlich senken und langsam wieder heben. Sehr auffallende autonome Bewegungen macht auch Oxalis hedysaroides (MOLISCH 1904). — Die Untersuchungen PFEFFERS (1875) haben gezeigt, daß während der autonomen Bewegungen gerade wie bei den Nachwirkungsbewegungen die Biegungsfestigkeit der Gelenke unverändert bleibt. Man muß also annehmen, daß auf der Konkavseite des Gelenkes die Expansionskraft der Zellen um ebensoviel abnimmt, als sie auf der Konvexseite sich vermehrt.


Fig. 171. Blatt von Desmodium gyrans. Verkl. Nach PFEFFER aus DETMERS Praktikum.

Averrhoa und die Mehrzahl der nyktinastischen Blätter machen bei ihren autonomen Bewegungen einfache Pendelschwingungen; komplizierter verhält sich das berühmte Desmodium gyrans (DARWIN 1881, S. 304). Die Blätter dieser Pflanze (Fig. 171) sind dreiteilig; das Endblättchen ist groß und macht ausgesprochene nyktinastische

neben weniger deutlichen autonomen Bewegungen; die zwei kleineren Seitenblättchen (s. Fig. 171) entbehren dagegen der nyktinastischen Bewegung, machen aber autonome Bewegungen durch, die bei einer gewissen Temperatur so rasch werden, daß sie sich bequem mit bloßem Auge verfolgen lassen. Bei 30—35 ° C. kann ein Hin- und Hergang schon in einer halben Minute vollendet sein. Oberhalb und unterhalb von diesem Temperatur-Optimum geht die Geschwindigkeit der Bewegung zurück, und bei 16 bezw. 42 ° C. tritt Starre ein (Hosseus 1903). Während nun bei niederer Temperatur die Expansionsänderung in den Gelenken abwechselnd auf zwei antagonistischen Seiten eintritt, schreitet sie bei höherer Temperatur im Kreise herum und ergreift eine Längslinie nach der anderen. Bei allmählich steigender Temperatur macht daher die Blattspitze zunächst eine hin und her pendelnde Bewegung durch, dann beschreibt sie Ellipsen, deren lange Achse dem Hauptblattstiel parallel verläuft, endlich wird ihr Weg kreisförmig (Hosseus 1903). Die Bewegung ist indes keine gleichförmige, sondern sie erfolgt häufig stoßweise. Besonders große Stöße entstehen dann, wenn die erstrebte Bewegung durch äußere Widerstände eine Zeitlang gehemmt war und so zu Spannungen führt. Nach Stahl (1897) sollen gerade solche Spannungen, die durch Hemmung am Endblatt entstehen, wenn sie sich ausgleichen, eine Erschütterung und damit eine Transpirationssteigerung dieses Endblattes herbeiführen. Ob den anderen autonomen Variationsbewegungen ebenfalls eine biologische Bedeutung zukommt, mag dahingestellt sein.

Auch in den Blüten einiger Orchideen und Stylidiaceen kommen auffallende autonome Bewegungen vor, die offenbar Variationsbewegungen sind. Bei Stylidium adnatum (Gad 1880, Hosseus 1903) ist es die Griffelsäule, die oszilliert, und die sich gelegentlich an ein bestimmtes Perigonblatt so fest anlegt, daß Spannungen entstehen, die schließlich zu einem Losreißen der Griffelsäule von diesem Blatt führen; die dabei eintretende, plötzliche Rückwärtsbewegung der Säule täuscht eine Reizbewegung vor. Unter den Orchideen finden sich oszillierende Bewegungen bei Megaclinium falcatum (Morren 1842); sie werden hier durch einen schmalen Basalteil des Labellums ausgeführt, und über ihre Mechanik ist nichts bekannt. Möglich, daß es sich um Wachstumsbewegungen handelt, jedenfalls werden autonome periodische Bewegungen viel häufiger durch Wachstum vermittelt als durch Turgorschwankung.

Der ganze Verlauf des Wachstums bei konstanten äußeren Bedingungen, also die sog. große Periode (Vorl. 22), kann mit vollem Recht als eine autonome Bewegung bezeichnet werden. Dabei pflegt die Wurzel oder Stengelspitze keine genau geradlinige Bahn einzuschlagen (Circumnutation; Darwin 1881). Selbst wo das bei oberflächlicher Untersuchung der Fall zu sein scheint, da weist das Mikroskop Ungleichheiten im Längenwachstum verschiedener Längslinien nach, die bald gesetzmäßig, bald ohne erkennbare Regel auftreten (vgl. Fritzsche 1899). In Fig. 172 ist die Bewegung eines Phycomycesköpfchens dargestellt, das mit dem Mikroskop von oben her beobachtet wurde. Während bei geradlinigem Längenwachstum das Köpfchen immer an derselben Stelle des Gesichtsfeldes bleiben müßte, sieht man es in Wirklichkeit bei jeder Ablesung, also jeweils nach $7^1/_2$ Minuten, schon recht beträchtlich verschoben. Aehnliche Kurven erhält man bei entsprechenden Beobachtungen an Keimpflanzen

(Fig. 173, Zea). Komplizierter und noch unregelmäßiger werden die Nutationen, wenn mehrere Wachstumszonen zugleich tätig sind, wie das bei vielen höheren Pflanzen zutrifft. Sehr auffallend sind z. B. die Krümmungen an Yucca-Infloreszenzen, die oft während der Entfaltung geradezu pathologisch aussehen, aber schließlich doch ganz normal gerade gestreckt sind. Die Fig. 174 gibt ein Bild dieser Veränderungen. Auch an den Zellfäden der Zygnemaceen können durch ungleiches Wachstum Krümmungen zustande kommen, die sich fortwährend ändern, und die den Fäden eine gewisse Ortsveränderung gestatten; die Fig. 175 stellt einen Faden von Spirogyra in kurz aufeinander folgenden Momenten dar (vgl. auch E. WINKLER 1902). — Es kann nicht unsere Aufgabe sein, alle die Einzelfälle von autonomen Nutationen, die in der Literatur beschrieben sind, hier aufzuzählen,

Fig. 172. Projektionskurve von Phycomyces nitens nach FRITZSCHE (1899). Vergr. 200.



Fig. 173. Projektionskurve von Zea Mays nach FRITZSCHE (1899). Vergr. 10.



Fig. 174. Yucca filamentosa. Zwei Blütenstengel. *I* 27. Mai 1900; 12 h. *II* 28. Mai; 9 h 30 a. m. *III* 28. Mai; 2 h 30 p. m. Nach einer photographischen Aufnahme. Verkleinert.



Fig. 175. Spirogyra princeps. Ein Zellfaden, in kurzen Intervallen aufgenommen. Nach HOFMEISTER (1874).

wir beschränken uns im folgenden auf die Anführung einiger Beispiele von besonders regelmäßigen Nutationen.

Am bekanntesten ist die rotierende Nutation (NOLL 1885, WORTMANN 1887), bei der das schief oder horizontal stehende Ende der Pflanze in Kreisen oder Ellipsen herumgeführt wird. Diese Bewegung entspricht vollkommen der von Desmodium, aber sie kommt

dadurch zustande, daß eine bestimmte Flanke stärker **wächst** als die anderen, und daß dieses stärkere Wachstum in regelmäßiger Succession immer neue Seitenlinien ergreift. Die rotierende Nutation gleicht also rein äußerlich vollkommen der Bewegung des Gipfels von Schlingpflanzen, und wie bei diesen findet gleichzeitig eine Drehung des Sproßendes um seine Längsachse statt, wodurch Torsionen vermieden werden. Der Unterschied gegenüber den Windepflanzen liegt aber darin, daß dort die Schwerkraft beteiligt ist, während wir es jetzt mit rein autonomen Bewegungen zu tun haben[1]). Sie finden sich zumal an den Ranken sehr ausgesprochen vor und haben hier offenbar auch eine große Wichtigkeit, indem sie das Auffinden der Stütze erleichtern. Allein auch anderwärts kommt rotierende Nutation vor, z. B. bei vielen Keimpflanzen, bei Stolonen etc., und sie geht hier, wenn die Ellipse schmäler wird, in die **pendelnde** Nutation über, die besonders gut bei Allium scorodoprasum zu sehen ist. Genauere Beobachtung zeigt freilich, daß bei pendelnder Nutation die Schwingungen durchaus nicht immer in einer Ebene bleiben, wie auch bei rotierender Nutation keineswegs immer Kreise oder Ellipsen gezeichnet werden. Somit ist irgend eine Grenze zwischen diesen beiden Formen der Nutation nicht zu ziehen.

Das gilt auch für eine weitere Unterscheidung, die man zwischen **periodischen** und **ephemeren** Nutationen gemacht hat. Typische einmalige oder ephemere Nutationen treffen wir bei zahlreichen Organen, die bei ihrer ersten Anlage gekrümmt sind, und sich später gerade strecken. So zeigen schon am Embryo die Kotyledonen, das Hypokotyl und die Wurzel häufig eigenartige, und für die betreffende Sippe charakteristische Krümmungen, die teils autonom zu sein scheinen, teils auch durch die Raumverhältnisse im Embryosack bedingt sind (Hannig 1906). Bekannt sind ferner die Krümmungen jugendlicher Teile in der Knospe. So sind Staubgefäße, Blüten- und Laubblätter sehr häufig durch verstärktes Wachstum auf der Unterseite (Hyponastie) eingekrümmt und strecken sich später durch vermehrtes Wachstum der Oberseite (Epinastie) gerade. Die „Knospe" kommt ja eben durch die Hyponastie von Blattorganen zustande. Gar nicht selten passiert es nun, daß die epinastische Ausbreitung eines Blattes nicht in einem Zug vollendet wird, sondern daß stärkere Senkung mit schwächerer Hebung abwechselt, womit dann ja **periodische** Nutationen gegeben sind. Uebergänge von ephemerer zu periodischer Nutation finden sich auch dann, wenn das epinastische Wachstum sozusagen über das Ziel hinausschießt, wenn also z. B. die in der Knospenlage nach oben konvergierenden Blättchen von Aesculus bei der Entfaltung nach unten zusammenneigen und dann erst durch erneutes hyponastisches Wachstum ungefähr horizontal ausgebreitet werden. Epinastie und Hyponastie wirken also neben Diageotropismus und Diaheliotropismus mit bei der Herstellung der definitiven Lage dorsiventraler Organe; sie unterstützen dabei viel-

1) Aus der Tatsache, daß auch die Ranken auf dem Klinostaten ihre regelmäßigen rotierenden Bewegungen einstellen, zieht Pfeffer (Phys. II) den Schluß, daß bei diesen wie bei den Windepflanzen der Geotropismus eine Rolle spiele. Nach Wortmann (1887) wäre das Verhalten der Ranke am Klinostaten anders zu erklären; die fortgesetzten Biegungen nach allen Seiten, die durch das Gewicht verursacht werden, machen die rotierende Bewegung unmöglich. Zweifellos verdient die Frage erneute Untersuchung.

fach die äußeren Faktoren, oder sie arbeiten diesen auch entgegen. Näher können wir auf diese Wirkungen der Epi- und Hyponastie nicht eingehen, die besonders noch dadurch kompliziert werden, daß es neben autonomen auch induzierte Nastien (z. B. Photonastie) gibt.

Eigenartige Nutationen finden sich an den Blättern der Farne und auch an anderen Blättern mit lang andauerndem Spitzenwachstum (z. B. Drosophyllum; vgl. GOEBEL, Organographie, S. 508, Fig. 336). Solche Organe sind an der Spitze schneckenförmig eingerollt. Bei den Farnen ist diese Einrollung eine hyponastische, und wenn sich dieselbe bei der Streckung ausgleicht, so pflegt ihr eine weniger intensive epinastische Krümmung zu folgen, bevor die definitive Geradestreckung eintritt. Aehnlich verhält es sich mit der Nutation zahlreicher Keimpflanzen, die auf der stärkeren Verlängerung einer bestimmten Seite des Keimsprosses beruht, die man gewöhnlich als die hintere Seite bezeichnet; auch hier folgt auf die eingekrümmte Spitze in der Zone maximalen Wachstums eine zweite Krümmung, die der Spitzenkrümmung entgegengesetzt verläuft. WIESNER (1878) spricht in diesem Fall von „undulierender" Nutation, von „einfacher" Nutation aber dann, wenn der Sproßteil hinter dem hakenförmig gekrümmten Ende sofort gerade ist (Linum).

Neben autonomen Krümmungen in der Ebene finden sich auch solche im Raum, Torsionen und Windungen. Beispiele liefern u. a.: die Blütenstiele von Vallisneria und manchen Cyclamenarten nach der Befruchtung, der Fruchtknoten von Streptocarpus, die Blätter der in den Gärten als Juncus spiralis bezeichneten Juncusrassen, ferner die Blätter von Typha und manchen anderen schmalblättrigen Monokotylen, das Labellum von Himantoglossum, die Internodien von Chara, endlich die schon früher besprochenen Alterseinrollungen der Ranken. Wir müssen uns auf eine Erwähnung dieser Vorkommnisse beschränken, da dieselben anscheinend noch nicht genauer studiert sind. Für manche ist es darum auch nicht unwahrscheinlich, daß sie später einmal von den autonomen zu den induzierten Bewegungen gestellt werden müssen, wie das z. B. für die nickende Blütenknospe bei Papaver und die Sproßgipfel von Ampelopsis schon jetzt nötig ist; dieses Nicken würde man nach der Aehnlichkeit mit Keimsproßnutationen für autonom halten, wenn nicht VOECHTING (1882) und SCHOLTZ (1892) gezeigt hätten, daß es auf positivem Geotropismus beruht. Aber auch bei manchen Keimsprossen (Allium) haben neuere Untersuchungen (NEUBERT 1902) ergeben, daß die Krümmungen nicht rein autonome sind, sondern unter Mitwirkung des Geotropismus sich vollziehen.

Blicken wir zurück, so sehen wir in den autonomen Bewegungen Erscheinungen, die dem Physiologen bis jetzt nur wenig Freude machen, und die auch biologisch nur zum Teil verständlich sind. Das mag die Kürze ihrer Behandlung rechtfertigen.

Vorlesung 41.

Autonome lokomotorische Bewegungen.

An die bisher ausschließlich behandelten Bewegungen der festgewachsenen Pflanze haben wir nun zum Schluß noch die Ortsveränderung frei beweglicher Pflanzen oder Pflanzenteile anzureihen. Auf den ersten Blick scheint es sich bei solchen Lokomotionen um total andere Erscheinungen zu handeln, als wir bisher zu untersuchen hatten. Eingehendes Studium zeigt aber, daß nur die Reaktionsweise, also eben die freie Ortsveränderung, und die Organe, durch welche diese vermittelt wird, für uns neu sind. Dagegen sind die allgemeinen und die speziellen Bedingungen, unter denen Lokomotion stattfindet, im wesentlichen die gleichen, die uns bei Wachstums- und Bewegungserscheinungen bisher entgegengetreten sind. Und wenn äußere Reize einen Einfluß auf die Richtung der Bewegung gewinnen, so handelt es sich da wieder um dieselben Imponderabilien und Ponderabilien, die wir bei den höheren Pflanzen besprochen haben. Dementsprechend hätte es manches für sich gehabt, die Ortsbewegungen zugleich mit den Krümmungsbewegungen zu behandeln. Bei der hier durchgeführten Trennung ist also von vornherein auf die zahlreichen Analogien, die zwischen beiderlei Erscheinungen bestehen, aufmerksam zu machen; diese werden uns auch weiterhin noch häufig genug auffallen.

Zunächst besprechen wir im Anschluß an die zuletzt studierten autonomen Krümmungsbewegungen die autonomen lokomotorischen Bewegungen; erst in der nächsten Vorlesung gehen wir auf die induzierten ein.

Autonome Ortsveränderungen treten uns im Protoplasma der Zellen fast bei allen Pflanzen entgegen; sie sind hier naturgemäß durch die starre Zellhaut begrenzt. Bei vielen niederen Organismen dagegen finden sich im Prinzip unbegrenzte Ortsveränderungen, wenn diese Organismen entweder die Fähigkeit haben, auf einem festen Substrat zu kriechen oder im Wasser zu schwimmen. Mit dem letzteren Fall beginnen wir. Schwimmbewegungen finden sich bei manchen Flagellaten, also niedersten Organismen, die mit gleichem Recht zum Pflanzen- wie zum Tierreich gestellt werden können, zeitlebens. Bei den Algen, Pilzen und Bakterien bekommen gewisse Zellen wenigstens vorübergehend die Befähigung zum Schwimmen; es sind die sog. Schwärmsporen oder Schwärmer, die eine vegetative Vermehrung und vor allen Dingen eine räumliche Verbreitung der betreffenden Spezies herbeiführen. Außerdem aber sind auch die Geschlechtszellen vielfach zum Schwimmen organisiert, und zwar bei niederen Formen beide Geschlechter, bei weiter differenzierten nur das eine, nämlich das männliche Geschlecht. Die Beweglichkeit dieser Spermatozoiden findet sich dann nicht nur bei Moosen und Farnen, sondern sie ist sogar noch bei den Gymnospermen mit größerer oder geringerer Deutlichkeit erhalten. Alle diese beweglichen Formen haben, ob sie mit Membran umgeben sind (Bakterien, Flagellaten)

oder nicht (Schwärmsporen, Spermatozoiden), besondere fadenförmige Anhängsel (Geißeln oder Cilien). Diese ermöglichen eine Bewegung, indem sie durch plötzliche Einkrümmung das Wasser zurückschlagen und so den Organismus ähnlich vorwärts treiben, wie das Ruder ein Schiff bewegt. Sie entspringen aus der Hautschicht des Protoplasmas und bestehen selbst aus Protoplasma; um wirken zu können, müssen sie an Wasser grenzen, also eventuell durch Poren der Membran austreten. Aenderungen der Gestalt der ganzen Zelle kommen im allgemeinen bei der Schwimmbewegung nicht in Betracht.

Als Typus solcher durch Vermittelung von Cilien schwimmender Organismen betrachten wir zunächst die Schwärmsporen der Algen (Nägeli 1860). Es sind nackte, meist zu mehreren in einer Mutterzelle entstandene Gebilde, die alle wesentlichen Bestandteile der Zelle aufweisen, also Protoplasma, Kern und außerdem Chloroplasten. Sie sind wohl immer längsgestreckt, oval oder birnförmig, stets deutlich polar, aber durchaus nicht immer radiär zu ihrer Längsachse gebaut. Der eine Pol, der bei der Bewegung vorausgeht, ist gewöhnlich chlorophyllfrei, an ihm finden sich vielfach an der Spitze, nicht selten aber auch mehr zur Seite, zwei, vier, manchmal auch viele Cilien. Das Hinterende ist gewöhnlich mehr abgerundet als das Vorderende und durch die Chloroplasten gefärbt. Die Bewegung ist nun deshalb keine einfache, weil sie nicht nur in einem Vorrücken in der Richtung der Längsachse besteht, sondern gleichzeitig in einer Drehung um diese. So wenigstens in gewissen Fällen; in anderen wird die Sache noch komplizierter. Es kann nämlich die Vorwärtsbewegung, anstatt geradlinig, auch in einer langgedehnten Schraubenlinie erfolgen, und es entspricht dann einer Drehung um die Achse ein Umlauf in dieser Schraube; die Achse des Schwärmers ist dabei parallel der Achse der Schraubenbahn gestellt. Endlich gibt es noch eine dritte Art von Bewegung, wenn nämlich das Vorderende der Schwärmspore in einer Schraubenlinie, das Hinterende in einer geraden Linie vorwärts schreitet.

Ohne äußere Hindernisse, die in rein mechanischen Verhältnissen oder in Reizen bestehen können, verfolgt die Schwärmspore die Richtung, die sie eingeschlagen hat, immer weiter und legt so meistens ungefähr einen geraden Weg zurück; einzelne Schwärmer scheinen aber immer in gebogener oder gar in unregelmäßiger Bahn zu schwimmen. Trifft eine Schwärmspore auf ein mechanisches Hindernis, so kann sie, ohne von der Stelle zu kommen, die drehende Bewegung fortsetzen, häufig prallt sie aber zurück oder bewegt sich auch unter einer Achsendrehung, die zu der bisherigen gegenläufig ist, rückwärts. In diesem Fall geht also das Hinterende bei der Bewegung voran; nach kurzer Zeit schwimmt aber die Schwärmspore wieder vorwärts. Vom Fall der Rückwärtsbewegung abgesehen, pflegt die Drehungsrichtung nur bei einzelnen schwimmenden Pflanzen zu wechseln, bei der Mehrzahl ist sie konstant, und ihr Sinn ist für die betreffenden Spezies charakteristisch.

Alle diese Erscheinungen lassen sich an den Schwärmern nur dann gut beobachten, wenn man ihre Bewegung verlangsamt; dies geschieht am einfachsten dadurch, daß man das Kulturwasser durch Gummilösung ersetzt. Die absolute Geschwindigkeit der Schwärmer, die übrigens sehr von gewissen Außenbedingungen abhängt, ist keine sehr große; sie scheint nur unter dem Mikroskop oft sehr beträcht-

lich, weil wir da den Weg vergrößert sehen. Am geschwindesten bewegen sich wohl die Schwärmer von Fuligo varians (HOFMEISTER 1867), die in einer Sekunde fast einen Millimeter zurücklegen; als schon recht ansehnliche Geschwindigkeit betrachtet man die der Ulvaschwärmer (0,15 mm in der Sekunde; STRASBURGER 1878); sehr viel langsamer bewegen sich dann z. B. die Spermatozoiden der Farne (0,015 bis 0,030 mm in der Sekunde; PFEFFER 1884).

Die eben genannten Samenfäden der Farne, die uns in der nächsten Vorlesung noch ausführlich beschäftigen werden, weichen nur in ihrer Form, nicht in der Bewegung von den Algenschwärmern ab. Sie sind korkzieherartig gewunden (Fig. 115, S. 435); ihre zwei bis vier Windungen werden nach hinten zu größer und zugleich dicker. Die Cilien sind an den engeren, vorderen Windungen inseriert. Eine Gestaltsändernng während der Bewegung findet auch hier nicht statt.

Daß die Cilien die Ursache der Bewegung sind, läßt sich leicht nachweisen. Wird z. B. eine Schwärmspore in zwei Teile geteilt, so bewegt sich nur der cilientragende Teil weiter. Gelingt es, durch mechanische Einflüsse die Cilien zu entfernen, so hört alle Bewegung auf, und der Körper des Schwärmers sinkt zu Boden. Wie die Cilien die Vorwärtsbewegung und zugleich die Drehung rein mechanisch bewerkstelligen, ist noch nicht näher untersucht, man wird aber kaum fehlgehen, wenn man annimmt, daß die Schläge der Cilien sich in ähnlicher Weise vollziehen, wie das Fig. 176 von einem ciliaten Infusor (nach VERWORN 1901) zeigt. Es gibt hier die Pfeilspitze die Richtung an, in der sich das Tier vorwärts bewegt, und der eine Progression bewirkende Cilienschlag ist in A in mehreren aufeinanderfolgenden Momenten dargestellt. Die Rückkehr (B) in die Anfangsstellung erfolgt unter Ausführung anderer Krümmungen und zugleich viel langsamer als der Schlag, sonst wäre ja eine Vorwärtsbewegung nicht möglich. Die Drehung kommt wohl dadurch zustande, daß die Einkrümmung nicht in einer Ebene erfolgt. Wenn mehrere oder viele Cilien eine Schwärmspore vorwärts treiben (Oedogonium und besonders Vaucheria), dann müssen diese im gleichen Tempo schlagen, wenn die Bewegungen nicht ganz unregelmäßig werden sollen.

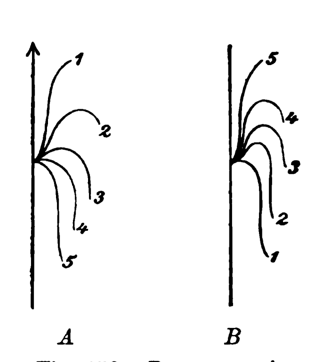


Fig. 176. Bewegung einer einzelnen Wimper eines ciliaten Infusors. Aus VERWORN, Allg. Physiologie, Jena 1901.

Außer Schwimmbewegungen treten bei niederen Organismen auch Kriechbewegungen auf, die also ein mindestens partielles Festkleben des Organismus am Substrat erfordern. Gewisse Kriechbewegungen kommen nun offenbar durch Ausscheidung von Schleim zustande (Desmidieen [STAHL 1880, ADERHOLD 1888], Oscillarien [CORRENS 1897] und wohl auch Diatomeen [O. MÜLLER 1897; vgl. aber auch LAUTERBORN 1896 und SCHÜTT 1899]). Sehen wir von diesen Bewegungen hier ab, weil sie doch nicht eingehend physiologisch erforscht sind, so bleibt uns noch die Ortsveränderung nackter Protoplasmamassen, die unter Gestaltsveränderung auf dem Substrat kriechen, zu besprechen. Diese Form ist unter dem Namen „amöboide Bewegung“ bekannt, weil sie zuerst an

Amöben genauer studiert wurde; im Pflanzenreich findet sie sich fast nur bei den Schleimpilzen (Myxomyceten). Die aus der Spore hervorgehenden Schwärmer bewegen sich hier teils amöboid, teils auch mit Hilfe einer Geißel; später verschmelzen viele von ihnen zu einem sog. Plasmodium, das dann die amöboide Bewegung noch fortsetzt, bis es zur Fruktifikation übergeht. Wegen ihrer recht beträchtlichen Größe eignen sich die Plasmodien ganz besonders zur Beobachtung der Bewegung, die hier vielfach ohne weitere optische Hilfsmittel wahrgenommen werden kann. Man findet solche Plasmodien, besonders die der Physareen, auf faulendem Laub, auf alter Lohe, in Form reich verzweigter, netzförmig verbundener Fäden von sehr verschiedener Dicke (Fig. 177), so daß die feineren Anastomosen des Netzes nur mit dem Mikroskop wahrgenommen werden können. De Bary (1864, S. 37) entwirft von ihrem Aussehen und ihren Bewegungen folgendes Bild: „An einer Stelle, der ‚Vorderseite‘ des Plasmodiums, sind die Hauptäste besonders reich verzweigt, die Zweige mit angeschwollenen Enden versehen, fächerförmig auf dem Substrat ausgebreitet und durch besonders reichliche Anastomosen verbunden. Die einzelnen Zweige und Anastomosen des reichmaschigen Netzes, welches die Vorderseite hierdurch bildet, sind dabei entweder dick, halb oder ganz zylindrisch, mit kolbig angeschwollenen und oft lappig eingeschnittenen Enden; oder sie sind flach ausgebreitet, so daß das Vorderende eine dünne, siebartig durchlöcherte Platte darstellt, deren Rand gekerbt und meist etwas gewulstet ist, und welche von den stärkeren Zweigen, wie von angeschwollenen Venen, durchzogen wird, vergleichbar einem Mesenterium mit seinem Gefäßsystem.“ „Die Plasmodien sind von weicher Konsistenz, sie lassen sich mit dem Finger sehr leicht zu einem schleimigen Brei verstreichen, sind aber doch fest genug, um bei



Fig. 177. Plasmodium von Fuligo varians, auf Filtrierpapier kriechend. Photographische Aufnahme. Etwas verkleinert.

Durchschneidung mit einem scharfen Messer meistens ebene Schnittflächen zu zeigen. Dem natürlichen Substrat haften sie meistens fest an, unter Wasser lassen sich jedoch ziemlich große Stücke unversehrt ablösen, als sehr weiche, biegsame, keineswegs jedoch etwa flüssige und abtropfende Körper."

„Schon mit bloßem Auge bemerkt man, daß die Plasmodien fortwährend ihre Form verändern, indem neue Verzweigungen ausgetrieben, andere allmählich eingezogen werden, und daß das Ganze sich hierbei kriechend fortbewegt." Weit deutlicher aber tritt das unter dem Mikroskop hervor. „Die Hauptäste nehmen in stetem Wechsel an Dicke zu und wieder ab, hier und da erscheint an ihrer Oberfläche eine erst flache Hervorragung, welche sich langsam oder plötzlich zu einem neuen Ast ausstreckt, während andrerseits Aeste kleiner werden und allmählich in den Hauptstamm zurückfließen. Hier sieht man zwei Aeste gegeneinander wachsen; ihre Enden berühren sich und sind im nächsten Augenblick zu einer Anastomose ihrer Hauptstämme verschmolzen. Dort wird eine Anastomose an irgend einem Punkte flach eingeschnürt, bis auf einen dünnen, fadenförmigen Verbindungsstrang; dieser zerreißt, die Anastomose ist in zwei Aeste getrennt, welche langsam in ihre Stämme zurückfließen. Weit lebhafter als an den stärkeren Aesten treten diese Bewegungen hervor an den mikroskopischen Zweiglein; diese werden in unaufhörlichem Wechsel ausgetrieben und wieder eingezogen, feinen Tentakeln vergleichbar; man sieht sie fort und fort die Form ändern, Zweige treiben und wieder einziehen, Anastomosen bilden und wieder lösen, manchmal aber auch zu größeren Dimensionen anschwellen und allmählich die Eigenschaften stärkerer Hauptäste annehmen. — Der Wechsel der Bewegungen ist an allen Teilen des Plasmodiums zu beobachten; doch bemerkt man leicht, daß er an dem Vorderende lebhafter als am entgegengesetzten Ende ist, und daß an ersterem vorzugsweise ein Austreiben neuer, an letzterem vorwiegend ein Eingezogenwerden vorhandener Aeste stattfindet. Hierdurch kommt die kriechende Fortbewegung des Plasmodiums zustande." Die Richtung desselben wechselt nicht selten.

Neben dieser Aenderung der äußeren Form und der damit verbundenen Ortsveränderung des ganzen Plasmodiums bemerkt man auch im Innern lebhafte Bewegung. Es besteht nämlich das Plasmodium aus einer farblosen, wasserhellen Grundsubstanz, dem Protoplasma, und in dieser sind zahlreiche Körnchen, teils kohlensaurer Kalk, teils Farbstoffe eingelagert. Die strömende Bewegung des Protoplasmas wird durch solche Körnchen, die passiv mitgerissen werden, leicht sichtbar. So bemerkt man zunächst in jedem Ast eine lebhafte Strömung im Zentrum; die Peripherie dagegen ist in Ruhe, und zwar sowohl ganz außen, wo sie nur aus hyalinem Plasma besteht, als auch gewöhnlich noch etwas weiter innen, wo schon Körnchen sind. Die Bewegung vollzieht sich anscheinend wie in einem Kanal, und sie erfolgt für einige Zeit in einer bestimmten Richtung, um später in die entgegengesetzte umzuschlagen. In den hautartigen Ausbreitungen bemerkt man meistens zahlreiche Ströme, und nicht selten verlaufen die benachbarten in entgegengesetzten Richtungen; hier sieht man auch häufig eine zuvor ruhende Stelle in Bewegung übergehen, woraus sich entnehmen läßt, daß vorgebildete Kanäle, in denen die Strömung erfolgt, nicht

existieren. Noch deutlicher wird das, wenn man beobachtet, wie eine Strömung sich seitlich verbreitert, also die bisherige anscheinend feste Wand des Kanals flüssig wird und sich bewegt. In lebhaft vorrückende Enden der Aeste sieht man stets einen starken Körnerstrom eindringen, so daß es oft den Anschein hat, als würde durch diesen Strom die Fortbewegung des Zweigendes bewirkt. Kleinere Prominenzen bestehen aber sehr häufig nur aus hyalinem Protoplasma ohne alle Körner, so daß der Zusammenhang zwischen der inneren Körnerbewegung und der äußeren Umrißänderung zweifelhaft wird. In der einfachsten Gestalt tritt uns die amöboide Bewegung bei gewissen Amöben entgegen. Pelomyxa z. B. besteht aus einem flachen, länglichen Protoplasmaklümpchen, das ohne große Formveränderungen auf der Unterlage vorwärts kriecht. Im Innern sieht man nach den bisherigen Beschreibungen einen einzigen Körnerstrom in der Achse verlaufen und sich am fortschreitenden Ende der Amöbe fontänenartig ausbreiten. Vom Hinterende aus sammeln sich die Ströme im Axialstrom. Eine gürtelförmige Zone, die in Ruhe ist, trennt die vorderen Ausbreitungsströme von den hinteren Sammlungsströmen. Ganz ähnlich verhält sich die Amöbe, die in Fig. 178 dargestellt ist; hier haben wir eine Vorwärtsbewegung nicht nur bei V, sondern es werden auch bei R und L Seitenäste vorgetrieben; es strömt also der Körnerstrom nach drei Richtungen; eine vierte Strombahn zwischen V und R wird eben angelegt. Dementsprechend sind fünf Zonen vorhanden, in denen Ruhe herrscht (durch Kreuze bezeichnet). — Nach JENNINGS (1904) sind aber die Strömungen in den Amöben völlig andere. Die Fig. 179 stellt eine Amöbe in der Seitenansicht dar; sie zeigt, daß nur das dünne Vorderende von x bis a, nicht aber das hohe, abgerundete Hinter-



Fig. 178. Bewegung einer Amöbe. Die Pfeile deuten Richtung und Stärke der Strömung an, die Kreuze die ruhenden Stellen. Aus „Bonner Lehrbuch".

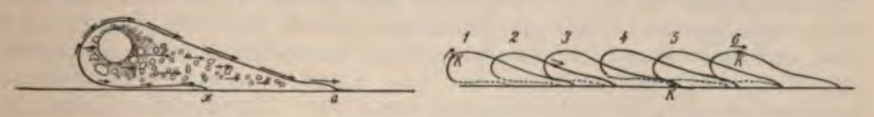


Fig. 179. Amöbe nach JENNINGS (1904). Von der Seite gesehen. A Art des Ansitzens am Substrat. B Schema der Fortbewegung.

ende dem Substrat anhaftet. Durch den ganzen Körper hindurch bemerkt man Ströme in der Richtung der Pfeile. Im großen und ganzen also findet nur ein Strömen in der Richtung der Vorwärtsbewegung statt, jeder Rückstrom fehlt völlig. Wird der Oberfläche der Amöbe ein Fremdkörper angeklebt, so sieht man diesen am Hinterende aufsteigen und dann auf der Oberseite nach vorn sich bewegen. Hat der Körper den Punkt a erreicht, so bleibt er am Substrat liegen, während das Protoplasma über ihn wegfließt, und erst wenn er auf diese Weise wieder dem Hinterende nahe gekommen ist, wird er von neuem vom Strom erfaßt und nach vorn getragen. Fig. 179 B stellt die Bewegung

in schematischer Weise dar; man beachte, wie der Körper *k* vom Stadium *3* bis zum Stadium *5* an der gleichen Stelle bleibt. — Es ist uns nicht bekannt geworden, ob die Beobachtungen von JENNINGS von anderer Seite Bestätigung gefunden haben. Da sie aber mit so großer Bestimmtheit mitgeteilt worden sind, durften sie hier nicht übergangen werden.

Die ausführliche Schilderung der amöboiden Bewegung macht uns nun die Bewegungserscheinungen des Protoplasmas der höheren Pflanzen (vgl. HOFMEISTER 1867), das von der Zellhaut umgeben ist, leicht verständlich. Wir können dieses sogar direkt mit einem Myxomyceten vergleichen, der in eine Zelle eingeschlossen ist. Stets liegt der Zellwand eine Schicht von Protoplasma an, das bald von geringer, bald von größerer Mächtigkeit ist, und das r u h t. Daran schließt sich strömendes Protoplasma, das den Raum zwischen der Vakuole und dem peripheren Plasma einnimmt, und von diesem gehen den Anastomosen und Tentakeln des Plasmodiums vergleichbare Stränge aus, die wie ein Gerüstwerk den Zellsaft durchsetzen und durch fortwährende Aenderung von Form und Lage eine Bewegung verraten, die aber durch den beschränkten Raum der Zelle notwendig eng begrenzt ist. Aber wie beim Plasmodium, so sehen wir auch hier Körnchen in den einzelnen Plasmasträngen, sowie im wandständigen Plasmaschlauch in strömender Bewegung. Die Richtung dieser Ströme wechselt wie dort von Zeit zu Zeit, und selbst an dicht benachbarten Stellen eines Stranges verläuft nicht selten die Bewegung in entgegengesetztem Sinne; andernfalls würde es ja zu einer einseitigen Anhäufung der Körnchen kommen.

Neben dieser mehr unregelmäßigen Protoplasmabewegung, die unter dem Namen Z i r k u l a t i o n bekannt ist, unterscheidet man als R o t a t i o n eine andere Form. Bei dieser strömt das wandständige Protoplasma — wiederum mit Ausnahme einer peripherischen Schicht von verschiedener Dicke — in einer konstanten Richtung, in einer geschlossenen Bahn; diese pflegt der Längsachse der Zelle entsprechend langgestreckt zu sein; nicht selten weist sie auch, besonders bei sehr langen Zellen, deutliche Drehungen auf. Die Geschwindigkeit der Protoplasmaströmung ist am größten unmittelbar an der Vakuole, und diese wird passiv in eine gleichsinnige Rotation versetzt. Das beweist nun, daß nicht etwa der Zellsaft, sondern die peripheren Plasmamassen die Rolle, die das Substrat bei den Amöben spielt, übernehmen; funktionierte die Vakuole als „S t ü t z p u n k t" für die Bewegung, so müßte in ihr eine Strömung auftreten, die der des Protoplasmas entgegengesetzt verliefe.

Häufig werden durch Rotation wie durch Zirkulation nicht nur kleine leblose Einschlüsse des Protoplasmas in Bewegung versetzt, sondern es werden auch Organe der Zelle, die Zellkerne und die Chlorophyllkörner, passiv zu Ortsveränderungen veranlaßt; diese dürften nicht selten von großer Bedeutung für die Pflanze werden.

Bei der weiten Verbreitung der geschilderten Bewegungsformen und bei ihrer offenbaren Wichtigkeit hat es seit langer Zeit nicht an Versuchen gefehlt, ihre Ursachen aufzudecken, und es herrschte meistens das Bestreben, nicht nur die amöboide Bewegung und die offenbar in gewisser Beziehung zu ihr stehenden Rotations- und Zirkulationsströme, sondern auch zugleich die Wimperbewegung und sogar die Muskelbewegung auf das gleiche Prinzip zurückzuführen.

Indem man früher vom Muskel und dessen offenkundigen Eigenschaften ausging, wollte man alle diese protoplasmatischen Bewegungen auf eine Kontraktilität der Hautschicht zurückführen. Nachdem das Unhaltbare dieser Auffassung erkannt war, suchte HOFMEISTER (1867) den Grund der Plasmabewegungen in einem Wechsel der Wasseranziehung der kleinsten Plasmateilchen, ENGELMANN (1879) in der Gestaltsveränderung derselben. Alle diese Erklärungsversuche schreiben also dem Protoplasma eine unerklärte Eigenschaft zu, die als gegeben hingenommen wird, obwohl sie nur dem lebendigen Protoplasma, nicht etwa auch leblosen Körpern zukommen soll; sie verlegen also einfach das Rätsel in das Gebiet des Unsichtbaren. Neuere Erklärungen (man vgl. JENSEN 1902), so namentlich die von BERTHOLD (1886), BÜTSCHLI (1892) und QUINCKE (1888) ausgehenden, verdienen mehr Beachtung, weil sie den Versuch machen, die Protoplasmabewegungen auf rein physikalische Ursachen zurückzuführen.

Gemeinsam ist diesen Theorien die Grundannahme, das Protoplasma sei eine Flüssigkeit, seine Normalgestalt also eine Kugel. Abweichungen von der Kugelgestalt und ebenso die Bewegungen werden dann aus Aenderungen in der Oberflächenspannung abgeleitet (vgl. EWART 1903). In der Tat sieht man ja das Protoplasma nach Verwundungen und anderen Schädigungen sich häufig zur Kugel abrunden, und daran, daß gewisse Teile desselben flüssig sind, ist gar nicht zu zweifeln. In der Oberflächenspannung ist also zweifellos ein Prinzip von großer Wichtigkeit erkannt, doch darf man nicht glauben, mit diesem alle Fragen der Plasmabewegung definitiv erledigen zu können. Auch sind die genannten Autoren in den Einzelheiten der Erklärung nichts weniger als einig.

Um wenigstens einen ungefähren Begriff von solchen physikalischen Theorien der Plasmabewegung zu geben, wollen wir die Cilienbewegung und die Strömungen innerhalb der Zelle, da diese größere Schwierigkeiten bieten, ganz beiseite lassen und als Beispiel nur die amöboide Bewegung näher betrachten. Wir können auch von der durch QUINCKE (1888) vertretenen Anschauung absehen, da sie zu spezielle Annahmen macht, die im Organismus zweifellos nicht realisiert sind. So beschränken wir uns also auf die Erklärungen, die BERTHOLD (1886) und BÜTSCHLI (1892) für die Bewegung etwa von Pelomyxa gegeben haben. BERTHOLD vergleicht die Amöbe mit einem Flüssigkeitstropfen, der sich auf einer anderen, nicht mit ihm mischbaren Flüssigkeit oder auf einem festen Körper ausbreitet. Fassen wir den letzteren Fall speziell ins Auge, und denken wir an einen Flüssigkeitstropfen, der auf eine Glasplatte aufgesetzt wird, so hängt die Größe der Ausbreitung in erster Linie von der Oberflächenspannung ab, die zwischen Glas und Flüssigkeit, Glas und Luft, Flüssigkeit und Luft herrscht; diese aber variiert vor allem nach der chemischen Zusammensetzung der Flüssigkeit, ferner z. B. nach der Temperatur. Eine homogene Flüssigkeit wird sich zur Linsenform, also allseits gleichartig ausbreiten; ist das Glas nicht ganz rein, ist die Flüssigkeit inhomogen, oder hat sie an verschiedenen Punkten verschiedene Temperatur, so kommt eine ungleichseitige Ausbreitung zustande, speziell kann auch eine einseitige Ausbreitung stattfinden. Bei den Amöben wird nun durch chemische Differenzen zwischen Vorderende und Hinterende ein polarer Gegensatz geschaffen; nur das Vorderende breitet sich zu einer dünnen, dem Substrat

adhärierenden Schicht aus, das Hinterende löst sich mit der Abnahme der Adhäsion vom Substrat los und sucht sich unter dem Einfluß der Oberflächenspannung abzurunden. Die Ausbreitung am Vorderende erfolgt nun nach BERTHOLD „mit einer gewissen Gewaltsamkeit", das Vorderende wird „ausgezogen, nicht ausgestreckt", und die zur Ausbreitung nötigen Stoffmassen können nur aus den weiter zurückgelegenen Partien des Körpers beschafft werden. „So entsteht infolge einer Saugwirkung der nach vorn gerichtete Zentralstrom. Am Vorderende angelangt, breitet er sich springbrunnenartig aus, weil die Ausbreitung in der Achse des Körpers am intensivsten, seitlich weniger ausgiebig ist." Als weitere bewegende Ursache kommt noch ein Druck von hinten hinzu, der mit dem Abrundungsbestreben des Hinterendes verbunden ist.

Gegen diese Erklärung macht BÜTSCHLI zunächst einige physikalische Einwände; er zeigt, daß die QUINCKEschen Vorstellungen über Ausbreitung, auf denen BERTHOLD fußt, nicht ganz zutreffen, er leugnet ferner die starke Adhäsion der Amöbe am Vorderende und zeigt, daß die BERTHOLDsche Hypothese eine Strömung im Innern der Amöbe verlangt, die genau entgegengesetzt verlaufen müßte als die tatsächlich beobachtete. Auf Grund dieser oder anderer Einwände hält er die BERTHOLDsche Ausbreitungstheorie für widerlegt und stellt ihr seine eigene gegenüber. Für ihn ist die Amöbenbewegung eine Emulsionsbewegung, wie er sie besonders an Oeltröpfchen, die einseitig an Seifenlösung grenzen, oder an seinen Oelseifenschaumtropfen beobachten kann. Oelseifenschäume kann man sich z. B. in der Weise verschaffen, daß man dickes Olivenöl mit K_2CO_3 verreibt und dann in Wasser bringt. Die anfangs im Oel gelöste Seife geht bald in das Wasser über, das in das Oel hineindiffundiert, und die wässerige Seifenlösung scheidet sich dann in Form feinster Vakuolen in der öligen Grundmasse aus. Wenn an einem solchen Schaumtropfen einseitig einige Waben platzen, dann wird das Oel an dieser Stelle mit einer Seifenschicht überzogen sein, und damit sind dieselben Bedingungen gegeben, wie wenn man an einen homogenen Oeltropfen, der im Wasser liegt, einseitig Seifenlösung treten läßt (Fig. 180). Unter diesen Umständen zeigt der Tropfen eine fortschreitende Bewegung im ganzen und Strömungen im Innern, die offenbar ganz frappant an die der Amöbe (Fig. 178) erinnern.

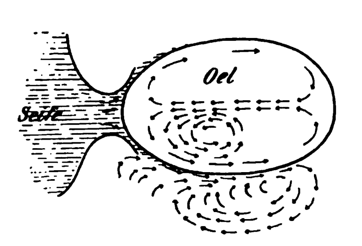


Fig. 180. Oeltropfen in Berührung mit Seifenlösung. Die Pfeile markieren die Strömungen. Nach BÜTSCHLI (1892).

Der Erklärung, die BÜTSCHLI für diese Phänomene gibt, können wir hier im einzelnen nicht folgen, wir bemerken nur, daß (infolge der Herabsetzung der Oberflächenspannung an der Berührungsstelle mit der Seife) eine Störung im bisherigen Gleichgewichtszustand der Oberflächentension gegeben ist. Wichtig in der BÜTSCHLIschen Erklärung ist aber auch der Umstand, daß die stärkste Strömung unmittelbar an der Oberfläche des Oeltropfens verläuft (durch größere Pfeile in der Figur angedeutet), und daß durch diese das umgebende Wasser in eine gleichsinnige Bewegung versetzt wird. Eine nach-

trägliche Beobachtung an der Amöbe hat jedoch BÜTSCHLI darüber belehrt, daß hier der betreffende Flüssigkeitsstrom im Wasser fehlt oder in entgegengesetzter Richtung verläuft. Er zieht selbst daraus die Konsequenz, daß seine Theorie nicht völlig richtig sein könne. Wenn nun die Beobachtungen von JENNINGS (s. S. 637) zutreffen, dann fällt die Analogie zwischen der Amöbe und dem Oeltropfen ganz weg und man wird zugeben müssen, daß die Amöbenbewegung nicht durch eine derartige einseitige Verminderung der Oberflächenspannung bedingt sein kann.

Aber auch von anderer Seite sind wichtige Einwände gegen die Grundlage sowohl der BERTHOLDschen wie der BÜTSCHLIschen Theorie angeführt worden, und zu diesen wollen wir uns wenden, ohne die Schwierigkeiten zu erwähnen, die BÜTSCHLIS Theorie findet, wenn sie die Verhältnisse der Oelschäume auf das Protoplasma übertragen will. PFEFFER (1890) hat darauf hingewiesen, daß zwar das von der Zellhaut umschlossene Plasma gewöhnlich einen flüssigen Aggregatzustand besitzt, daß aber den Plasmodien der Myxomyceten, speziell deren ruhender Hautschicht, eine recht ansehnliche Kohäsion zukommt. Stärkere Stränge von Chondrioderma konnten mit einem Gewicht bis zu 60 mg pro Quadratmillimeter belastet werden und kehrten nach der Entlastung ohne bleibende Dehnung auf die ursprüngliche Länge zurück. Da offenbar die ruhende Hautschicht so gut wie allein diesen Zug zu tragen hatte, so berechnet PFEFFER für den Quadratmillimeter dieser ein Tragvermögen von 300 mg. Bedenkt man, daß zum Zerreißen eines Bleidrahtes von gleichem Querschnitt etwa 2 kg nötig sind, so sieht man, daß das Myxomycetenprotoplasma ein sehr weicher Körper ist. Die trotzdem nachweisbare Kohäsion zeigt, daß es sich nicht um eine eigentliche Flüssigkeit handeln kann. Die Kohäsion der peripheren Teile ergibt sich auch aus einer Beobachtung PFEFFERS (1890), wonach Vakuolen beim Durchströmen durch enge Kanäle des Plasmodiums deformiert werden können.

Bei dieser jedenfalls nennenswerten Kohäsion der Hautschicht ist es durchaus fraglich, ob wir sie als flüssig betrachten und demnach die Gestaltveränderungen an ihr nur auf Oberflächenspannung zurückführen dürfen. Die Annahme, der Aggregatzustand des Protoplasmas sei ein wechselnder und gehe vom halbfesten gelegentlich zum flüssigen über, entspricht am besten unseren gegenwärtigen Kenntnissen. Sollte aber doch die amöboide Bewegung in höherem Grade, als wir zu glauben geneigt sind, durch Oberflächenspannungen bedingt sein, so muß man sich jedenfalls klar machen, daß die nötigen Veränderungen der Spannung zweifellos nicht etwa durch die Umgebung, sondern durch das Protoplasma selbst bedingt sind. Man kann die Umgebung eines Plasmodiums außerordentlich homogen gestalten, und dieses fährt doch fort mit seinen Bewegungen; umgekehrt kann ein ruhendes Plasma unverändert bleiben, auch wenn Veränderungen in seiner Umgebung vorgenommen werden, die wohl geeignet erscheinen, die Oberflächenspannung beträchtlich zu modifizieren (PFEFFER 1890, 275).

Wie die Wachstumserscheinungen, so hängen auch die lokomotorischen Bewegungen vielfach von der Außenwelt ab (vgl. EWART 1903). Eine Anzahl von äußeren Faktoren sind die notwendigen formalen Bedingungen, ohne welche Lokomotion nicht zustande

kommen kann. Dieselben oder andere Faktoren beeinflussen ferner die Richtung der Bewegung. Wir können demnach auch die Lokomotionen in autonome und induzierte trennen.

Unter den formalen Bedingungen der Bewegung steht das Vorhandensein einer gewissen Menge von Wasser obenan. Ganz selbstverständlich ist es, daß Wasser vielfach schon als Medium, in dem die Bewegung erfolgt, nötig ist; außerdem muß aber auch das Protoplasma einen bestimmten Gehalt an Imbibitionswasser aufweisen, und zwar sowohl das strömende Plasma wie das „schwingende" der Cilien. Durch Plasmolyse kommt freilich eine Rotations- oder Zirkulationsbewegung zunächst wenigstens nicht zum Stillstand, und man erkennt an solchen plasmolysierten Zellen mit besonderer Deutlichkeit das Ruhen der peripheren Massen. Auch die Cilienschwingung dauert an plasmolysierten Bakterien noch fort; nimmt man aber 5—10-proz. Salpeterlösungen zur Plasmolyse, so tritt Starre ein, die man mit A. FISCHER (1894, S. 75) als „Trockenstarre" bezeichnen kann, und die nach Wasserzusatz wieder verschwindet. Aehnliche Starrezustände der Geißeln hat FISCHER auch durch Einwirkung bestimmter Stoffe, z. B. durch Säuren, ferner bei Mangel an Nährstoffen beobachtet, und, wie nicht anders zu erwarten, wirken Narcotica (z. B. Aether) in der gleichen Weise. Auch für die Plasmabewegung liegen entsprechende Beobachtungen vor: Sistierung durch Narcotica, durch verdünntes Ammoniak etc.

Unter allen stofflichen Einwirkungen ist die des Sauerstoffes vielleicht am interessantesten. In vielen Fällen ist derselbe zur Erzielung der Bewegungsfähigkeit absolut unentbehrlich, doch trifft das nur für aerobiontische Organismen zu. Ausgesprochene Anaerobionten stellen schon bei Gegenwart von Spuren von Sauerstoff ihre Bewegungen ein, während bei fakultativen Anaerobionten die Bewegungen in ganz verschiedenem Grade durch eine Sauerstoffentziehung betroffen werden. Und dabei besteht durchaus kein notwendiger Zusammenhang zwischen der Beeinflussung des Wachstums und derjenigen der Bewegung. Gewisse fakultativ anaerobe Bakterien wachsen nach RITTER (1899) ohne Sauerstoff sehr gut, sie bilden auch Geißeln aus, aber deren Bewegung ist an Zutritt von Sauerstoff gebunden. Andere fakultativ Anaerobe bewegen sich wenigstens eine Zeitlang ohne Sauerstoff, und bei guter Ernährung dauert ihre Beweglichkeit sehr viel länger als ohne solche. Zweifellos wird die Energie, die zur Bewegung nötig ist, durch intramolekulare Atmung erworben, und dementsprechend ist die Gegenwart von Zucker zu ihrer Unterhaltung nötig. Nach CELAKOWSKI (1898) konnte Pelomyxa 72 Stunden, Oscillarien 24 Stunden, Chara 18 Stunden, Elodea 1—4 Stunden im sauerstofffreien Raum sich bewegen, während z. B. die Plasmabewegung in den Staubfadenhaaren von Tradescantia momentan nach O-Entziehung zum Stillstand kommt. Daß aber selbst nahverwandte Organismen sich in dieser Hinsicht recht verschieden verhalten, zeigen die Erfahrungen KÜHNES (1898) an mehreren Characeen, von denen einige nur stundenlang, andere wochenlang durch intramolekulare Atmung ihre Bewegung unterhielten (EWART 1903). Einige wenige Organismen, z. B. die von EWART (1897) untersuchten farbstoffbildenden Bakterien, haben die besondere Eigentümlichkeit, Sauerstoff locker zu binden und von dieser Sauerstoffreserve im O-freien Raum Gebrauch zu machen. Ob etwa Thiothrix hier anzu-

schließen ist (WILLE 1902), erscheint fraglich. — Da die Abhängigkeit der Bewegung vom Sauerstoff demnach eine so verschiedene ist, so hat es kein besonderes Interesse, für einzelne Organismen die Grenzen der Sauerstoffpartiärpressung festzustellen, welche eine Bewegung erlauben; es leuchtet ohne weiteres ein, daß für jeden ein bestimmtes Minimum (CLARK 1888), Maximum und Optimum existieren muß.

Sehr auffallend ist der Einfluß der Temperatur, und gerade über diesen liegen eine große Anzahl von Messungen vor. Insbesondere ist die Geschwindigkeit des Rotationsstromes bei verschiedenen Temperaturen genau gemessen worden. Die nachfolgende Tabelle bringt hierüber Angaben auf Grund der Beobachtungen von VELTEN an den Blättern von Vallisneria (nach der Umrechnung von SCHAEFER 1898):

1°	5°	10°	15°	20°	25°	30°	31°	32°	33°	34°	35°
0,02	0,06	0,12	0,20	0,26	0,32	0,42	0,43	0,40	0,30	0,17	0,11

Man sieht sehr deutlich, wie die Geschwindigkeit anfangs schnell, dann langsam bis zum Optimum von 31° zunimmt, um dann sehr rasch wieder zu sinken; oberhalb 35° tritt Starre ein. Nicht immer liegt, wie hier, das Minimum etwa bei 0°; bei vielen Landpflanzen hat es offenbar eine beträchtlich höhere Lage. Ebenso sind auch verschiedentlich höhere Optima und Maxima angetroffen worden, letztere z. B. zwischen 40 und 50° und mehr (HAUPTFLEISCH 1892). Hier gilt also ähnliches wie beim Wachstum, und deshalb hätte die Anführung von weiteren Details kein Interesse. Auch bei den Schwärmsporen hat man entsprechende Resultate erhalten.

Vom Licht glaubte man bis vor kurzem, daß es höchstens indirekt einen Einfluß auf die Lokomotionen hat, insofern als die Entwicklung vieler Organe im Dunkeln nur mangelhaft oder gar nicht von statten geht und dann natürlich auch eine Plasmabewegung in ihnen ausbleibt. Ferner war bekannt, daß konzentriertes Sonnenlicht tödlich ist und die Cilienbewegung wie die Plasmaströmung vernichten kann. Wenn aber vorher an diffusem Licht befindliche Schwärmer oder Zellen mit strömendem Plasma verdunkelt werden, so pflegt die Bewegung nicht verändert zu werden. — Da machte JOSING (1901) einige auffallende Beobachtungen. Nach diesen kommt im Dunkeln die Plasmaströmung sofort zum Stillstand, wenn Aether oder Chloroform, ferner wenn Kohlensäure oder nicht flüchtige organische und anorganische Säuren und Salze zugegen sind. Am Licht dagegen dauert die Bewegung bei Gegenwart derselben Stoffe fort. Auch andere nicht minder merkwürdige Einwirkungen des Aethers hat derselbe Autor festgestellt, ohne daß es ihm gelungen wäre, dieselben kausal aufzuhellen.

Ebenfalls noch wenig verständlich ist die sicher konstatierte Tatsache, daß vielfach in Zellen, die an der intakten Pflanze keine Plasmaströmung besitzen, eine solche nach dem Abtrennen vom Gesamtorganismus auftritt (KELLER 1892, KRETSCHMAR 1903). In anderen Fällen wird durch Verwundung nur eine schon bestehende Plasmabewegung verstärkt. Ebenso sicher aber ist für viele Objekte im völlig intakten Zustand eine Bewegung nachgewiesen (HAUPTFLEISCH 1892). Daß diese Strömung die gleichmäßige Verteilung der Stoffe in der Zelle ungemein fördert und zwar sehr viel schneller

als einfache Diffusion, und daß sie demnach die Stoffbewegung in der Pflanze sehr erleichtert, darauf hat namentlich de Vries (1885) hingewiesen. Auf einen weiteren Nutzen der Strömung, insofern als durch sie namentlich die Chlorophyllkörner umgelagert werden können, kommen wir alsbald zu sprechen. Ob auch die auf Verwundung eintretende oder vermehrte Strömung als eine zweckmäßige Reaktion zu betrachten ist, müssen wir dahingestellt sein lassen. Der Nutzen der Lokomotion freibeweglicher Organismen ist in die Augen springend; wie die festgewachsenen Pflanzen durch Krümmung, so suchen die freibeweglichen durch Ortsveränderung Schädigungen zu entfliehen und die Bedingungen guten Gedeihens zu erlangen. Sie erreichen vielfach ihr Ziel vollkommener als die höheren Pflanzen, und sie lassen sich gerade wie diese in ihren Richtungsbewegungen durch die äußeren Faktoren leiten (Vorl. 42). Die amöboid beweglichen Protoplasten sind zugleich imstande, feste Körper aufzunehmen, die sie umfließen; die Bewegung wird also bei ihnen auch zur Nahrungsaufnahme verwertet.

Vorlesung 42.

Lokomotorische Richtungsbewegungen.

Bei Betrachtung der lokomotorischen Richtungsbewegungen wollen wir uns zunächst ausschließlich an freilebende Organismen (Flagellaten, Bakterien, Myxomyceten) halten und erst später auf das in der Zelle eingeschlossene Protoplasma eingehen. So wie die Richtungsbewegungen festgewachsener Pflanzen mit dem gemeinsamen Ausdruck „Tropismus" bezeichnet werden, so hat man „Taxis" für die lokomotorischen Richtungsbewegungen eingeführt und spricht deshalb, je nachdem die Richtung durch die Schwere, das Licht, chemische Einflüsse etc. bestimmt wird, von Geo-, Photo-, Chemotaxis etc. Unter diesen verschiedenen Erscheinungen ist zweifellos zurzeit die Chemotaxis am genauesten studiert (Pfeffer 1884 und 1888), und deshalb werden wir am besten tun, mit ihr zu beginnen.

Einen speziellen Fall von Chemotaxis, nämlich die Aerotaxis, kennen wir schon lange, und wir haben uns des richtenden Einflusses kleiner Sauerstoffmengen auf bewegliche Bakterien früher bedient, um die Sauerstoffabgabe bei der Kohlensäureassimilation der grünen Pflanze nachzuweisen. So wie auf Sauerstoff, so reagieren die beweglichen Bakterien noch auf viele andere Stoffe, von denen sie, wie wir im allgemeinen sagen können, eine optimale Konzentration aufsuchen, eine zu hohe oder zu tiefe Konzentration fliehen. Demnach sind diese chemotaktischen Bewegungen offenbar zweckmäßig, da sie den Organismus in optimale Lebensbedingungen bringen, doch fehlt es auch nicht an Beispielen sichtlich unzweckmäßiger Reaktion, die freilich auf Stoffe erfolgt, die dem Organismus in der Natur nicht begegnen, an die er sich also auch nicht anpassen konnte. Einen solchen Fall hat z. B. Rothert (1901, S. 382) bei zwei Bakterien be-

obachtet, die in auffallender Weise von Aether angelockt werden, der ihnen ja nur schädlich sein kann. Viel häufiger ist der von PFEFFER hervorgehobene Fall, daß chemotaktische Organismen die Gegenwart gewisser Gifte, wie Sublimat oder Strychninnitrat, nicht bemerken, während sie sich vor den schädlichen Einflüssen der Säuren, Alkalien etc. durch die Flucht zu bewahren wissen. Durch solche Ausnahmen wird natürlich die biologische Bedeutung der Chemotaxis nicht in Frage gestellt, doch dürfen wir nicht glauben, daß dieselbe stets nur in der Erreichung optimaler Lebensbedingungen zu suchen sei. In der Tat hat die Chemotaxis bei geschlechtlich differenzierten niederen Organismen, sowie bei Sexualzellen höherer Pflanzen eine viel speziellere Bedeutung als die Gewinnung günstiger Lebensbedingungen. Die Eizelle oder ihre Umgebung scheidet gewisse Stoffe aus, von denen die Spermatozoiden angelockt werden; dadurch wird die Befruchtung gesichert. Daß die Spermatozoiden nicht nur durch Zufall in die Eizelle gelangen, sondern daß sie durch stoffliche Wirkungen derselben angelockt werden, hatte man schon lange vermutet, exakt bewiesen aber hat es erst PFEFFER (1884), der zugleich wahrscheinlich machte, daß z. B. die aus dem Archegonium der Farne zur Anlockung der Samenfäden ausgeschiedenen Stoffe äpfelsaure Salze sein dürften.

Wenn man Samenfäden der Farne in einem Tropfen Wasser unter dem Mikroskop beobachtet, so sieht man sie im allgemeinen geradlinige Bewegungen ausführen; kommen sie aber in die Nähe eines Archegoniums, so machen sie eine plötzliche Drehung, so daß ihre Vorderseite gegen den Archegonieneingang gewendet wird; dementsprechend nähern sie sich bei der weiteren Bewegung dem Archegonium, dringen dann in seinen Hals ein und verschmelzen mit der Eizelle. In seinen Versuchen ersetzte PFEFFER den Archegonienhals durch eine Glaskapillare von etwa 0,1 mm lichtem Durchmesser, die, mit verschiedenen Stoffen gefüllt, seitlich unter das Deckglas geschoben werden konnte. Enthielt diese Kapillare 0,01—0,5 Proz. Aepfelsäure, die zweckmäßigerweise neutralisiert war, so sah PFEFFER die Samenfäden auf sie zueilen und in großer Zahl eindringen. Es gelang innerhalb einer halben Minute 60, in 5 Minuten 600 Samenfäden in einer solchen Kapillare zu fangen. — Besonders wenn man die Bewegungen durch Verwendung einer Gummilösung verlangsamt, sieht man sehr deutlich, wie die Samenfäden beim Eindringen in den Wirkungsbereich der aus der Kapillare diffundierenden Aepfelsäure eine plötzliche Wendung ausführen, die ihre Längsachse in der Richtung des Diffusionsgefälles einstellt. Ohne eine Beschleunigung seiner Bewegung zu erfahren, steuert dann der Samenfaden nach der konzentrierteren Lösung, also geradlinig auf den Eingang der Kapillare. Da sich in homogener Aepfelsäurelösung die Spermatozoen genau so gleichmäßig verteilen wie in Wasser, so wirkt nur die ungleiche Verteilung der Säure als Richtungsreiz. Daß aber nicht etwa die Diffusionsbewegung als solche den Reiz abgibt, das zeigt sich sehr deutlich, wenn man beachtet, daß zahlreiche andere Stoffe bei gleicher Art der Diffusion nicht zu Reizbewegungen führen.

Nach unseren früheren Erfahrungen über Reize liegt es nahe, auch hier die Reizschwelle aufzusuchen, also diejenige Konzentration der Aepfelsäure, welche gerade eben noch deutliche Anziehung ergibt. In den Versuchen PFEFFERs trat das bei einer Lösung von

0,001 Proz. ein, noch schwächere Lösungen hatten nur gelegentlich Wirkung; wie nicht anders zu erwarten, ändert sich aber dieser Schwellenwert sowohl mit dem Alter des Organismus, wie durch äußere Einwirkungen, z. B. die Temperatur (VOEGLER 1891). Absolut genommen, handelt es sich bei solchen chemischen Reizen um außerordentlich geringe Stoffmengen. In einem bestimmten Fall enthielt die Kapillare PFEFFERS nicht mehr als 0,0000000284 mg Aepfelsäure, und von dieser kann natürlich nur ein Bruchteil mit dem einzelnen Samenfaden in Berührung kommen. Eine solche Menge ist aber, am Körpergewicht des Samenfadens gemessen, keineswegs so unbedeutend; denn dieses Gewicht läßt sich auf etwa 0,000000250 mg schätzen, ist also nur etwa 10mal so groß als das der verwendeten Aepfelsäure. Auch bei anderen chemischen Reizen sehen wir ähnlich geringe Stoffmengen wirksam, so z. B. bei Drosera 0,00000328 mg Ammonphosphat (DARWIN 1876, S. 236), und von Bakterien soll nach ENGELMANN (1883) gar noch eine Sauerstoffmenge von ein trillionstel Milligramm als Reiz empfunden werden.

Es wurde eben hervorgehoben, daß eine homogene Lösung von Aepfelsäure die Farnspermatozoiden sich gleichmäßig verteilen läßt. Es wäre aber ein großer Irrtum, zu glauben, die homogene Aepfelsäurelösung übe keinen Reiz auf die Samenfäden aus. Sie macht sie tatsächlich weniger empfindlich gegen die Wirkung einseitig sich ausbreitender Aepfelsäure, und es ist demnach die Reizschwelle bei solchen in Aepfelsäurelösung schwimmenden Spermatozoiden höher als bei in Wasser sich bewegenden. Die Zunahme des Reizschwellenwertes steht aber in einer ganz gesetzmäßigen Abhängigkeit von der Konzentration der Lösung, in der sich die Objekte aufhalten.

In Wasser		liegt	die	Reizschwelle	bei	0,001 Proz.	Aepfelsäure
In Aepfelsäure von	0,0005 Proz.	„	„	„	„	0,015 „	„
„ „ „	0,001 „	„	„	„	„	0,03 „	„
„ „ „	0,01 „	„	„	„	„	0,3 „	„
„ „ „	0,05 „	„	„	„	„	1,5 „	„

Man sieht also, daß die Flüssigkeit in der Kapillare stets 30mal so konzentriert sein muß, als die Kulturflüssigkeit, und deshalb ist der absolute Konzentrationsunterschied, der zur Reizung nötig ist, bei höherer Konzentration der Kulturlösung viel größer als bei verdünnten Lösungen. Das gleiche Gesetz über die Abhängigkeit des Reizzuwachses, der eine Auslösung verursacht, von der Reizgröße, zu welcher er hinzukommt, haben wir schon früher kennen gelernt; es ist zuerst bei gewissen menschlichen Empfindungen nachgewiesen worden und unter dem Namen WEBERsches oder psychophysisches Gesetz bekannt. Bei unserer eigenen Gewichtsempfindung muß z. B. ein Gewicht von 1 g um $^1/_3$ g, ein solches von 10 g um $^{10}/_3$ g vermehrt werden, damit wir einen Unterschied wahrnehmen können. Wie es scheint, besitzt dieses Gesetz eine sehr weitgehende, aber keineswegs eine allgemeine Gültigkeit. Sie ist z. B. schon bei den Farnen auf gewisse Konzentrationen beschränkt; das Gesetz gilt nicht bei zu hohen wie bei zu niedrigen Konzentrationen. Bei Kultur der Samenfäden in einer Lösung von 0,00001 Proz. Aepfelsäure müßte ein Gehalt von 0,0003 Proz. in der Kapillare anlockend wirken, und doch vermag, wie wir gesehen haben, diese Lösung nicht einmal, wenn sie gegen Wasser diffundiert, einen Reiz auf unsere Objekte auszuüben; andrerseits konnte PFEFFER, als er die Samen-

fäden in 0,04-proz. Aepfelsäure hielt, weder durch 30-fache, noch durch 40- und 50-fache Konzentration Anlockung erzielen. Es verhielten sich also in dem zuletzt erwähnten Versuch PFEFFERS die Samenfäden gegen 3—4$^1/_2$-proz. Lösungen ihres Reizmittels indifferent. Die Konzentration noch mehr zu steigern, hätte keinen Zweck gehabt, denn bei 5-proz. Lösungen werden schon deutlich abstoßende Wirkungen beobachtet, von denen wir später noch zu reden haben.

Nach den Versuchen PFEFFERS reagieren die Farnspermatozoiden nur auf Apfelsäure und deren Salze, sowie auf die in der Natur nicht vorkommende Maleinsäure, nicht aber auf die mit dieser stereoisomere Fumarsäure. Die Reaktion soll so spezifisch sein, daß man das Verhalten der Spermatozoiden zum Nachweis von Aepfelsäure benutzen zu können glaubte. Neuere Erfahrungen (BULLER 1900) haben hier nun freilich eine wesentliche Einschränkung gebracht. Nicht nur Aepfelsäure, sondern eine große Anzahl von organischen und anorganischen Salzen wirken anziehend, dagegen sind alle nicht dissoziierenden Stoffe wie Kohlehydrate, Glyzerin, Alkohol Asparagin gänzlich indifferent. Die anziehende Wirkung der Salze macht sich im allgemeinen in einer mit 0,1 Molen Salpeter isosmotischen Lösung am deutlichsten bemerkbar; 1 Mole wirkt meist schon schwer schädigend, und 0,01 Molen werden nur noch selten empfunden. Aepfelsaure Salze dagegen wirken in viel schwächerer Konzentration, von 0,01 Molen herab bis zu 0,0001 Molen, und die freie Aepfelsäure von 0,001 bis 0,0001 Molen. Da es nun im höchsten Grade unwahrscheinlich ist, daß so konzentrierte Lösungen aus dem Archegonium entleert werden sollten (also etwa eine Lösung von Kalisalpeter = 1 Proz., von oxalsaurem Kalium = 1,24 Proz. etc.), so bleibt es nach wie vor wahrscheinlich — doch nicht mehr absolut sicher —, daß die Spermatozoiden der Farne durch Aepfelsäure in die Eizellen gelockt werden, und zwar dürfte es sich, wie PFEFFER des näheren begründet hat, nicht um freie Aepfelsäure, sondern um ein Salz derselben handeln.

Wie bemerkt, gibt es auch Stoffe, die repulsiv auf die Spermatozoiden wirken. Wenn die Repulsion, wie bei äpfelsauren Salzen, erst in höherer Konzentration eintritt, dann wird man zunächst mehr an osmotische als an chemische Wirkung denken müssen, und in der Tat kann man eine Osmotaxis (Tonotatis) der Chemotaxis an die Seite stellen (vgl. S. 652). Allein viele Stoffe, wie Alkohol, Säuren, Alkalien, stoßen zweifellos durch ihre chemischen Eigenschaften ab, und sie haben, wenn sie überhaupt eine Wirkung ausüben, stets nur eine Repulsion zur Folge. Andere Stoffe aber, z. B. die freie Aepfelsäure, wirken in schwacher Konzentration (0,001 Molen) attraktiv, aber bei etwas stärkerer Konzentration (0,1—0,01 Molen) tritt Repulsion ein. Ob hier die einzelnen Ionen verschiedene Wirkung haben, wie BULLER meint, ist noch nicht klar.

Wie die Samenfäden der Farne reagieren auch die der übrigen bis jetzt genauer untersuchten Pteridophyten alle auf Aepfelsäure. Ein Unterschied zwischen den drei großen Gruppen scheint aber darin zu liegen, daß die Equisetacen nur für Aepfelsäure empfindlich sind (SHIBATA 1905c), während bei den Filicinen die Aepfelsäure durch Maleinsäure (SHIBATA 1905a), bei den Lycopodinen durch Fumarsäure ersetzt werden kann (SHIBATA 1905b). Alle drei Abteilungen haben aber außerdem noch ein Perzeptionsvermögen für

viele Kationen, von denen besonders Ca, Sr, Ba, namentlich bei Equisetum, sehr wirksam sind. Außer dem Reaktionsvermögen auf die bisher genannten dissoziierenden Salze kommt den Equiseten merkwürdigerweise auch eine Empfindlichkeit für Alkaloide zu.

Gegenüber dem einheitlichen Verhalten der Pteridophytenspermatozoen zur Aepfelsäure ist es sehr auffallend, daß die Hauptgruppen der Bryophyten sich ganz verschieden verhalten. Während bei den Laubmoosen der Zucker (PFEFFER 1884) chemotaktisch wirkt, spielt bei den Lebermoosen (Marchantia; LIDFORS 1905) Eiweiß diese Rolle. — Auch für Bakterien, Flagellaten und die Schwärmsporen von Saprolegnia sind chemotaktische Bewegungen bekannt geworden (PFEFFER 1888, STANGE 1890), die durch verschiedene, aber nicht alle Nährstoffe dieser Organismen erzielt werden. Von anorganischen Stoffen sind namentlich die Kaliumsalze und die Phosphate wirksam, von organischen Pepton, Asparagin, dagegen nicht Glyzerin. Daß auch der Sauerstoff chemotaktische Erfolge haben kann, ist schon eingangs erwähnt, wir fügen jetzt noch hinzu, daß er bei gewissen Anaerobionten stark repulsiv wirkt. Auch sonst fehlt es unter den untersuchten Stoffen nicht an Repulsionswirkungen. In allen diesen Dingen machen sich auch mancherlei spezifische Differenzen geltend; wir führen z. B. an, daß manche Schwefelbakterien durch Schwefelwasserstoff angelockt werden, der die gewöhnlichen Organismen nie anzieht (MIYOSHI 1897). Wie nicht anders zu erwarten, konnte in gewissen Fällen auch die Gültigkeit des WEBERschen Gesetzes festgestellt werden. Nach alledem hätten wir hier keine Veranlassung, uns weiter mit der Chemotaxis dieser Organismen zu beschäftigen, wenn nicht ROTHERT (1901) auf eine Eigentümlichkeit derselben aufmerksam gemacht hätte, die früheren Beobachtern entgangen war.

Beobachtet man große und langsam bewegliche Bakterien, wie Bacillus Solmsii, in der Nähe einer Kapillare, die, wenn sie z. B. mit Fleischextrakt gefüllt ist, eine starke Ansammlung verursacht, so bemerkt man keinerlei Richtungsänderung beim Eindringen des Organismus in die Diffusionszone; er geht vielmehr oft dicht vor der Kapillarenöffnung in seiner bisherigen Richtung vorbei, und nichts weist auf eine eingetretene Reizung hin. In einiger Entfernung vom Kapillarmund hält er aber plötzlich an und schwimmt rückwärts (mit dem Hinterende voran); wiederum geht er am Kapillarmund unbeeinflußt vorbei und macht etwa in derselben Entfernung von ihm wie das erste Mal in der Rückwärtsbewegung Halt, um sich darauf wieder vorwärts zu bewegen. Er ist also in einer bestimmten Zone, deren Zentrum die Oeffnung der Kapillare darstellt, gefangen. Der Bacillus gelangt offenbar rein zufällig in diese Zone hinein, und die Reizwirkung macht sich hier überhaupt nicht in einer Attraktion, sondern in einer Repulsion beim Uebergang in niedrigere Konzentrationen geltend; die Reaktion besteht nicht wie bei den Farnspermatozoiden in einer Wendung des Vorderendes und einer dadurch veränderten Bewegungsrichtung, sondern sie besteht im Rückwärtsschwimmen. Bei genauerer Ueberlegung fand nun ROTHERT, daß diese zwei Reaktionsarten viel mehr Differenzen aufweisen, als man auf den ersten Blick glauben möchte, denn gemeinsam ist ihnen nur das Reizmittel (eine chemische Verbindung), verschieden aber ist nicht nur die Reaktion, sondern auch der Reizanlaß und folglich auch die

Empfindlichkeit; sie müssen demnach auch durch besondere Namen unterschieden werden, und wir wollen im Anschluß an PFEFFER (Phys. II) von topischer Reaktion sprechen, wenn die Bewegung in einem Hinschwimmen zu einem bestimmten Orte nach zuvoriger entsprechender Einstellung der Längsachse besteht, dagegen von phobischer Reaktion, wenn ein Zurückprallen beim Uebergang in eine veränderte Konzentration stattfindet.

Worin besteht nun aber der Reizanlaß der beiden Reizerscheinungen? Bei der topischen Chemotaxis erblickt PFEFFER und mit ihm ROTHERT gerade wie beim Chemotropismus, Heliotropismus etc., in der ungleichen Verteilung des Reizmittels an verschiedenen Seiten der Pflanze den Reizanlaß. Der Organismus mißt und vergleicht also die Intensität des Reizmittels an verschiedenen Punkten seiner Körperoberfläche. In einer ungleichen Beeinflussung der Flanken kann aber bei den Samenfäden der Farne unmöglich der Reizanlaß liegen, denn durch die Rotation um die Längsachse ist jede einseitige Einwirkung des Reizmittels in derselben Weise ausgeschlossen, wie wenn eine höhere Pflanze sich auf dem Klinostaten befindet. Somit muß wohl der Organismus die Intensität des Reizmittels am Vorderende mit der am Hinterende vergleichen, und er muß analog einem dorsiventralen Gebilde in Gleichgewichtslage nicht dann sein, wenn Vorder- und Hinterende von gleichen Intensitäten des Reizmittels getroffen werden, sondern dann, wenn die Intensität am Vorderende größer ist als am anderen Ende — dies trifft wenigstens so lange zu, als positive chemotaktische Bewegung erfolgt; bei negativer muß das umgekehrte Verhältnis herrschen.

Bei der phobischen Chemotaxis liegt zwar die Möglichkeit vor, daß der Reizanlaß ebenfalls durch eine verschiedene Konzentration des Reizmittels an beiden Polen gegeben ist, wahrscheinlicher aber ist es, daß hier überhaupt keine örtlichen, sondern zeitliche Differenzen maßgebend sind, daß also hier die Reaktion eintritt, wenn sich der Organismus zu einer bestimmten Zeit in einer Lösung des Reizmittels befindet, die weniger konzentriert ist, als diejenige war, in welcher er sich kurz vorher aufhielt. Dann müssen also auch homogene Lösungen hier den Reiz auslösen, und ein Bacterium müßte rückwärts schwimmen, wenn man es aus einer homogenen 10-proz. Fleischextraktlösung in eine ebensolche von 5 Proz. übertrüge. Für die der Beobachtung leichter zugänglichen Infusorien (Paramaecium) hat JENNINGS (1897 u. f.) in der Tat einen solchen Erfolg konstatiert; bei den Bakterien stellen sich dem Versuch zu große Schwierigkeiten entgegen.

Der durch ROTHERT aufgedeckte Unterschied in der Empfindlichkeit phobisch und topisch reagierender Organismen kommt uns nicht gerade überraschend, denn wir haben bei den Bewegungen festgewachsener Pflanzenteile ähnliches kennen gelernt. Offenbar entspricht die Empfindlichkeit der topisch reagierenden Organismen ganz derjenigen, die uns bei den Tropismen (im eigentlichen Sinne des Wortes) entgegentrat, während die phobisch reagierenden sich ähnlich verhalten wie die nastisch reagierenden (z. B. Wärmekrümmungen der Ranken, Schlafbewegungen).

Die ROTHERTschen Bemerkungen über die Differenz zwischen Phobo- und Topo-Chemotaxis werden hoffentlich bald zu umfassenden

Experimentaluntersuchungen führen, für welche sich hier ein weites Feld öffnet, da noch recht viele Fragen dunkel sind, auf welche wir hier nicht im einzelnen hinweisen können. Nur einen Punkt möchten wir noch besprechen, nämlich die Differenz zwischen positiver und negativer Taxis, denn auch hierin verhalten sich die topisch und die phobisch reagierenden Organismen nicht gleich. Bei „topischen" Organismen liegt die Differenz zwischen positiver und negativer Taxis nur in der Reaktion, der Reizanlaß ist in beiden Fällen der gleiche, und er ist durch das Diffusionsgefälle des Reizmittels gegeben. Anders bei den „phobischen" Organismen; hier ist die Reaktion immer die gleiche (Rückwärtsbewegung); ob positive oder negative Taxis eintritt, hängt nur vom Reizanlaß ab; dieser ist bei positiver Taxis in der Abnahme, bei negativer in der Zunahme der Konzentration gegeben. Ob aber der Konzentrationsabfall oder die Konzentrationszunahme zur Reizung führt, das hängt vermutlich von der Lage des Optimums des betreffenden Reizmittels ab. Die topischen Organismen suchen aktiv dieses Optimum auf, indem sie ihrem Körper eine Drehung bald in diesem, bald in jenem Sinn geben, die phobischen dagegen empfinden nicht die Annäherung an das Optimum, sondern nur die Entfernung von demselben, und sie prallen im letzteren Fall zurück. Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß einem Organismus beiderlei Taxien gleichzeitig zukommen. Tatsächlich ist das nach SHIBATA (1905) bei den Spermatozoiden von Isoetes der Fall und dürfte wohl auch bei den Farnen zutreffen.

Die Existenz des Optimums tritt besonders dann schlagend hervor, wenn in einem Präparat die Konzentrationen sehr weitgehend abgestuft werden; dann sammeln sich nämlich die beweglichen Organismen an einer bestimmten Stelle, und an dieser herrscht eben das Optimum. Solche Ansammlungen entstehen z. B. bei gewissen Bakterien (Spirillen [ENGELMANN 1881, BEIJERINCK 1893], Beggiatoa [WINOGRADSKY 1887]), welche Orte niedriger Sauerstoffspannung aufsuchen, demnach also bei zu hoher Sauerstoffspannung negativ, bei zu niedriger positiv aerotaktisch sind. Ferner sind von PFEFFER u. a. in zahlreichen Fällen in einer bestimmten Entfernung von der Kapillarenöffnung Ansammlungen von Organismen gefunden worden (Zusammenstellung bei ROTHERT 1901, S. 402). Besonders bei Spirillum undula gibt PFEFFER an, daß ein und dasselbe Reizmittel sehr häufig attraktiv und repulsiv wirke; soweit diese Wirkung eine rein chemische ist, kann natürlich der verschiedene Erfolg nur durch verschiedene Konzentration bedingt sein. Wirkt aber eine bestimmte Konzentration gleichzeitig anziehend und abstoßend, so wird wohl stets neben der positiven Chemotaxis negative Osmotaxis im Spiele sein oder es üben die einzelnen Ionen teils Attraktion, teils Repulsion aus. Wenn nicht für alle Reizmittel positive und negative Chemotaxis festgestellt werden kann, so liegt das daran, daß das Optimum mancher Stoffe sich bei Null befindet, während es bei anderen umgekehrt sehr hoch liegt; im ersteren Fall werden wir also stets repulsive, im letzteren stets attraktive Wirkungen oder Indifferenz beobachten.

Wir haben bisher von Chemotaxis im allgemeinen gesprochen und darunter die richtende Wirkung sowohl gelöster Stoffe wie auch der Gase verstanden. Es frägt sich nun, ob Gase zu der gleichen Perzeption führen wie gelöste feste Substanzen, und ob ferner

die Empfindlichkeit für verschiedene Gase oder für verschiedene gelöste Stoffe auf gleichen oder auf ungleichen Veränderungen beruht, die im Plasma zustande kommen. Wenn man berücksichtigt, daß aerotaktische Organismen oft keine chemotaktische Reizbarkeit aufweisen, und daß z. B. die Farnspermatozoen nicht aerotaktisch sind, so muß man offenbar die Aero- und die Chemotaxis als ganz verschiedene Reizbarkeiten betrachten. Ebenso sind Organismen, die z. B. durch Kalisalze gereizt werden, nicht notwendig auch durch Sauerstoff reizbar etc. Kurz, es wird wahrscheinlich, daß wir so viele Arten von Chemotaxis anzunehmen haben, als der Organismus chemische Körper oder Körpergruppen unterscheidet. Daß in der Tat die Chemotaxis für zwei verschiedene Stoffe eine ungleiche Empfindlichkeit des Organismus voraussetzen kann, hat ROTHERT (1901) für einen Amylobakter bewiesen, der sowohl durch Aether wie durch Fleischextrakt chemotaktisch reizbar ist. Beruhten beide Taxien auf der gleichen Empfindlichkeit, so müßte nach dem WEBERschen Gesetz durch homogene Aetherlösungen die Reizschwelle für einseitig wirkenden Fleischextrakt erhöht werden. Das ist aber nicht der Fall. — Nach dem gleichen Prinzip wurden neuerdings sowohl einige Bakterien als auch Spermatozoiden näher studiert. SHIBATA (1905 b) hat nachweisen können, daß man durch homogene Fumarsäurelösungen die Empfindlichkeit der Isoetesspermatozoiden für Aepfelsäure abstumpfen kann. Es beruhen also die durch die beiden Stoffe hervorgerufenen Wirkungen auf dem g l e i c h e n Perzeptionsvorgang. Oder anders ausgedrückt: die Spermatozoiden können diese beiden Stoffe nicht unterscheiden. Dagegen handelt es sich bei den durch Kationen wie K, Ru, Ca, Sr etc. ausgelösten Chemotaxien um ganz andere Perzeptionsvorgänge; denn Lösungen dieser Stoffe beeinflussen das Perzeptionsvermögen für Aepfelsäure gar nicht.

Entsprechende Angaben liegen für zwei Bakterien vor (KNIEP 1906). Es hat sich gezeigt, daß ein „Bazillus Z“ zum mindesten drei verschiedene Sensibilitäten besitzt, nämlich eine für Phosphorsäure, eine zweite für Ammonium und eine dritte für Asparagin. Während nun die letzte von der Reaktion der Kulturflüssigkeit gänzlich unabhängig ist, zeigen die beiden anderen insofern eine Abhängigkeit davon, als die Reaktion auf Phosphate nur in saurer Lösung, die auf Ammonsalze nur in alkalischer Lösung erfolgt. Damit ist also eine „Umstimmung“ auf ihre Ursachen zurückgeführt. Solche Umstimmungen erfolgen aber bei niederen Organismen recht häufig auch ohne erkennbare Ursachen und machen Versuche mit ihnen oft recht schwierig.

Worin der nächste Erfolg des chemotaktisch wirksamen Körpers besteht, worauf also die chemotaktische Perzeption beruht, das ist noch recht unbekannt. Ja, wir wissen nicht einmal, ob etwa nur die Cilien als Perzeptionsorgane funktionieren, was ja möglich wäre; dann käme es bei der topischen Reaktion offenbar auf ungleiche Konzentrationen der Lösung auf beiden Seiten der Cilien an. Da diese aber durch ihre Bewegungen Konzentrationsdifferenzen im Wasser verwischen müssen, so scheint uns diese Ansicht nicht recht wahrscheinlich zu sein und wir halten lieber an der schon entwickelten Anschauung fest, daß die verschiedene Konzentration am Vorder- und Hinterende perzipiert wird. Es ist auch nicht bekannt, ob es zur Erzielung eines chemotaktischen Reizes des Eindringens des Reizmittels bedarf, da dieses auch, wie PFEFFER (1888) hervorhob, durch

„Kontakt“, d. h. durch seinen Anprall an die Plasmahaut, wirken könnte. Wahrscheinlicher ist aber doch wohl, daß diese Körper eindringen und bestimmte chemische Veränderungen im Innern hervorrufen.

Schon mehrfach ist auf eine Reizung der schwimmenden Organismen durch den osmotischen Druck der Lösung, also auf die „Osmotaxis“, hingewiesen worden. Den sicheren Beweis für ihre Existenz verdanken wir MASSART (1889). Werden Spirillum undula und Bacterium Megatherium durch eine sehr verdünnte (0,0005 Mol.) Lösung von K_2CO_3 mit der Kapillarenmethode angelockt, so kann diese Anlockung durch Zugabe verschiedener Stoffe aufgehoben werden, und es zeigt sich, daß die repulsive Wirkung unter Umständen nur vom osmotischen Druck derselben, nicht von ihrer chemischen Konstitution abhängt. Stoffe mit dem isosmotischen Koeffizienten 3, wie NH_4Cl, NaCl, KCl u. a., zeigen den Beginn der Abstoßung ziemlich übereinstimmend bei einer Konzentration von 0,07 Mol., Stoffe mit dem Koeffizienten 4 bei 0,05 bis 0,06 Mol. An Ausnahmen fehlt es freilich nicht, doch finden diese leicht ihre Erklärung. Wenn z. B. Kalium- und Natriumoxalat oder Cyankalium bei jeder untersuchten Konzentration abstoßend wirken, so liegt da eben keine osmotische, sondern eine chemische Wirkung vor; dasselbe trifft zu, wenn gewisse gute Nährstoffe selbst in hoher Konzentration noch anlocken, doch kann auch der Mangel einer Repulsion z. B. bei Glyzerin und Harnstoff mit ihrer bekannten Befähigung, das Protoplasma schnell zu durchdringen, zusammenhängen. Denn eine osmotaktische Wirkung ist unbedingt an die Impermeabilität des Protoplasmas für den betreffenden Stoff geknüpft, während vielleicht bei der chemotaktischen Wirkung gerade das Eindringen erforderlich ist. Für die Osmotaxis werden wir nicht fehlgehen, wenn wir in der Wasserentziehung den zur Perzeption führenden Vorgang erblicken.

Wie bei der Chemotaxis, so gilt auch bei der Osmotaxis ungefähr das WEBERsche Gesetz. In Versuchen mit Spirillum undula zeigte sich auf das deutlichste, daß mit Zunahme des osmotischen Druckes in der Kulturflüssigkeit auch die Reizschwelle für osmotaktische Abstoßung erhöht wurde; osmotaktische Abstoßung wurde erzielt:

In der Normallösung		durch	0,07 Molen NaCl
„ „ „	+ 0,03 Molen NaCl	durch	0,20—0,25 „ „
„ „ „	+ 0,06 „ „	„	0,25—0,30 „ „
„ „ „	+ 0,09 „ „	„	0,40—0,45 „ „

Neben der negativen Osmotaxis gibt es auch eine positive, nämlich bei solchen Organismen, die in der Natur konzentrierte Substrate bewohnen und an diese angepaßt sind. So hat MASSART (1891a) für einige Meeresbakterien positive Osmotaxis nachgewiesen. Die Bedeutung der Osmotaxis kommt also sehr nahe an die der Chemotaxis heran, beide führen oder erhalten den Organismus im Optimum seiner Lebensbedingungen. Es sind aber sehr viele niedere Lebewesen bekannt, die sich chemotaktisch noch durch hohe Konzentrationen anlocken lassen, und die nach dem Eindringen in diese sofort durch osmotische Wirkung zusammenschrumpfen; ihnen fehlt also die Osmotaxis ganz.

Chemotaxis und Osmotaxis finden sich auch in ausgesprochener Weise bei den Plasmodien der Myxomyceten. Die grundlegenden Tatsachen sind schon von DE BARY (1864) und namentlich STAHL (1884)

festgestellt worden, doch fehlt es zurzeit an einer systematischen Neubearbeitung unter Verwertung der Gesichtspunkte, die durch die Studien an Bakterien und Spermatozoen gewonnen wurden. Da zudem hier nicht nur einfach die Bewegungsrichtung unter dem Einfluß von Chemikalien verändert, sondern zugleich auch die Gestalt des Plasmodiums wesentlich beeinflußt wird, so wollen wir nicht weiter auf diese Erscheinungen eingehen und nur bemerken, daß den Myxomyceten noch eine besondere Reizbarkeit zukommt, die mit ihrem Leben auf festem Substrat zusammenhängt. Die Plasmodien sind hydrotaktisch, d. h. sie suchen Orte von einer gewissen Feuchtigkeit auf, oder sie fliehen trockene Substrate. Die Hydrotaxis steht wahrscheinlich mit der Osmotaxis in naher Beziehung. Wie bei dieser dürfte auch bei der Hydrotaxis die Wasserentziehung zur Perzeption führen, und es ist vielleicht für den reizbaren Organismus gleichgültig, ob die Wasserentziehung durch osmotische Wirkung oder durch Transpiration zustande kommt.

Im Anschluß an die Hydrotaxis mag hier auch die Rheotaxis der Myxomyceten genannt sein (JÖNSSON 1883, STAHL 1884), die man sehr leicht beobachten kann, wenn man einen langsamen Strom von Wasser auf einem vertikal gestellten Substrat, am besten Filtrierpapier, verlaufen läßt. Das Plasmodium bewegt sich dann der Strömung entgegen nach oben. Nach Analogie mit dem Rheotropismus wird man auch bei der Rheotaxis den Reizanlaß in der mechanischen Wirkung des Wassers, also in seinen „Stößen“, zu suchen haben. Das veranlaßt uns, wenigstens kurz zu erwähnen, daß auch eine „Haptotaxis“ („Thigmotaxis“), eine durch Kontaktreiz gerichtete Bewegung, bei niederen Organismen bekannt geworden ist (Litt. bei PFEFFER, Phys. II. 817).

So wie chemische und physikalische Eigenschaften von Körpern, so wirken auch Licht und Wärme richtend auf bewegliche Pflanzen ein, es gibt also auch eine Phototaxis und eine Thermotaxis. Man geht wohl nicht zu weit, wenn man behauptet, daß diese Taxien der Chemotaxis vollkommen analog sind, insofern auch sie den beweglichen Organismus in das Optimum seines Licht- bezw. Wärmebedürfnisses führen. Wenn also eine Abstufung von Licht und Wärmeintensitäten gegeben ist, so vollziehen die Organismen in infraoptimalen Intensitäten positive, in supraoptimalen Intensitäten negative taktische Bewegungen.

Für Thermotaxis liegen nur wenige Angaben vor, und deshalb wollen wir diese vorwegnehmen. Thermotaxis ist bei gewissen Infusorien, einigen Amöben (VERWORN 1901, S. 473) und besonders bei den Myxomyceten gefunden worden. Bei letzteren hat STAHL (1884) eine positive Thermotaxis festgestellt, als er ein Fuligo-Plasmodium auf der einen Seite in Wasser von 30°, auf der anderen in solches von 7° eintauchen ließ. Er vermutete auch schon, daß bei höheren Temperaturen die positive in negative Thermotaxis übergehen würde. Diese Vermutung hat durch die Experimente WORTMANNS (1885) ihre Bestätigung gefunden. Danach liegt für Fuligo das Temperaturoptimum bei 36°, und bei Anwendung höherer Temperaturen tritt negative Thermotaxis ein. Ob es nötig ist, bei diesen Versuchen eine Temperaturdifferenz von 20° zwischen den beiden Enden des Plasmodiums zu unterhalten, ist nicht bekannt; wahrscheinlich genügt ein ...gerer Unterschied in der Temperatur.

Auch Phototaxis, und zwar negative Phototaxis, ist bei Plasmodien festgestellt: viel eingehender aber hat man die Reizwirkung des Lichtes an Schwärmsporen studiert, deren Ansammlung an der hellsten Stelle diffus beleuchteter Gefäße schon lange bekannt ist. Es findet sich die Phototaxis in erster Linie an den Schwärmsporen der Algen, doch kommt sie auch bei farblosen Schwärmern (Chytridium, Polyphagus, Bodo) vor; die Farnspermatozoiden besitzen sie aber nicht. Daß auch bei der Phototaxis die Reaktion in vielen Fällen von der Lichtintensität abhängt, das hat STRASBURGER (1878) nachgewiesen. Beobachtet man Schwärmsporen in einiger Entfernung vom Fenster, so sieht man dieselben in der Regel ihre Längsachse in die Richtung der dominierenden Lichtstrahlen einstellen und das Vorderende dieser Lichtquelle zuwenden. So müssen sie sich also bei geradliniger Bewegung am hellsten Ort ansammeln. Nähert man aber dieselben Schwärmsporen dem Fenster immer mehr, so erreicht man schließlich eine Helligkeit, bei der sie das Licht fliehen. Zwischen der zu großen und der zu kleinen Lichtintensität liegt nun offenbar das Optimum, das aufzusuchen die Bedeutung der phototaktischen Bewegung ist. Namentlich OLTMANNS (1892) hat in dieser Richtung lehrreiche Versuche angestellt. Er bot schwärmenden Volvoxkolonien eine weitgehend abgestufte Beleuchtung und sah sie dann stets eine bestimmte Lichtintensität aufsuchen. Aber nicht alle Exemplare streben nach derselben Intensität, das Lichtbedürfnis oder, wie man auch zu sagen pflegt, die Lichtstimmung, hängt in hohem Maße von dem Entwicklungszustand des Organismus ab. Die weiblichen Volvoxkugeln suchten in OLTMANNS Versuchen eine viel geringere Helligkeit auf als die ungeschlechtlichen Exemplare, und in ihrem Lichtoptimum führten sie dann höchst eigenartige, noch näher aufzuklärende Bewegungen aus. Auch äußere Einflüsse sind von Bedeutung für die Lichtstimmung. Nach andauernder, starker Beleuchtung, bei hoher Temperatur (STRASBURGER, OLTMANNS) und auch nach Einwirkung von Säuren (LOEB 1906) ist die Lichtstimmung eine höhere, d. h. es werden höhere Lichtintensitäten aufgesucht.

Aus der Ansammlung der Schwärmsporen an einem Punkt innerhalb eines Gefäßes mit allmählich abgestufter Lichtintensität ist auf positive und auf negative phototaktische Bewegung zu schließen, außerdem aber auf Indifferenz bei der Intensität, in der die Ansammlung erfolgt. Während nun bei manchen Schwärmern der Indifferenzpunkt keine allzu eng begrenzte Zone ist, scheint er bei anderen wirklich ein Punkt zu sein; denn STRASBURGER sah positiv phototaktische Schwärmer mit der Zunahme der Helligkeit (oder der Stimmung) ganz plötzlich in negativ phototaktische sich verwandeln, ohne daß sie dazwischen eine Zeitlang indifferent gewesen wären. Hier liegt eben eine der Stimmungsänderungen vor, die oben bei der Chemotaxis der Bakterien erwähnt wurden.

Wie beim Heliotropismus, so hat man auch bei der Phototaxis vielfach die Frage erörtert, ob der Richtung oder der Intensität des Lichtes der maßgebende Einfluß zukomme. Ein Zweifel besteht ja nicht darüber, daß im allgemeinen die phototaktischen Bewegungen in der Natur so ausgeführt werden, daß der Schwärmer seine Längsachse in die Lichtrichtung stellt; ebensowenig kann man es aber bezweifeln, daß es für die Pflanze nicht auf die Erzielung einer be-

stimmten Richtung der sie durchsetzenden Strahlen ankommt, sondern auf die Gewinnung einer optimalen Lichtintensität. Es frägt sich nur, ob man experimentell Bedingungen herstellen kann, unter denen in der Richtung vom hellen Teil des Versuchsraumes zum dunkleren keine Lichtstrahlen gehen. Nach OLTMANNS kann man das in der Weise erreichen (Fig. 181), daß man die parallelen Sonnenstrahlen senkrecht auf die Seitenwand eines Glastroges fallen läßt, in dem die Schwärmer schwimmen, und unmittelbar vor der der Sonne exponierten Wand einen Keil aus Tuschegelatine anbringt. Dann wird die Richtung der Lichtstrahlen in der Glasschale parallel sein (den Pfeilen entsprechend), ihre Intensität aber wird vom einen zum anderen Ende kontinuierlich sinken. Werden nun phototaktische Organismen im Wasser des Gefäßes gleichmäßig verteilt, so müssen sie sich alle an der allein beleuchteten Vorderwand, und zwar wiederum gleichmäßig verteilt, ansammeln. Suchen sie aber eine bestimmte Helligkeit auf, so müssen sie sich senkrecht zu der Strahlenrichtung bewegen. Der Erfolg des Versuches ist schon mitgeteilt, es findet Ansammlung in einer bestimmten Lichtintensität, dem Optimum, statt. Allein es lassen sich mehrere Einwände machen, die die Beweiskraft des Experimentes erschüttern. Zunächst hat OLTMANNS das Sonnenlicht nicht horizontal und senkrecht auf den Tuschekeil gelenkt, sondern er hat es in seiner natürlichen Richtung auf die dunkle Seitenwand fallen lassen!, und dadurch ist die Verteilung der Lichtintensität und namentlich der Strahlengang im Kulturgefäß wenig übersichtlich geworden.

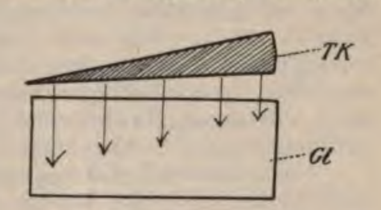


Fig. 181. Grundriß der OLTMANNSschen Versuchsanordnung. *Gl* Glasgefäß mit den Versuchspflanzen. *Tk* Tuschekeil. Die Pfeile markieren die Lichtrichtung im Versuchsraum; ihre Größe die Intensität des Lichtes.

Aber selbst wenn der Versuch in der Weise ausgeführt worden wäre, wie wir ihn zuerst dargestellt haben, wären nicht alle Bedenken beseitigt. Wenn das lichtabsorbierende Prisma ganz homogen ist, und hinter ihm sich ein leerer Raum befindet, dann trifft freilich unsere Voraussetzung über den Gang der Lichtstrahlen und die Helligkeitsverteilung zu, allein im Tuscheprisma selbst, an den Glasteilen, schließlich sogar an den im Wasser verteilten Organismen findet überall Lichtreflexion statt, und dadurch wird die Beweiskraft des Versuches ganz erschüttert (TOWLE 1900). (Vgl. S. 561). Noch viel unklarer sind Versuche, die im Hängetropfen unter dem Mikroskop angestellt wurden, denn die tatsächliche Lichtverteilung in diesen (CHMIELEWSKY 1904) ist eine ganz andere, als die Autoren gewöhnlich annahmen.

Zu den physikalischen treten physiologische Schwierigkeiten. ROTHERTS (1901) Bemerkungen über topische und phobische Reaktion gelten natürlich nicht nur für Chemotaxis, sondern allgemein. Phobophototaxis ist sogar schon lange bekannt. Wir verdanken ENGELMANN (1882) höchst lehrreiche Versuche mit Euglena, die gar keinen Zweifel darüber lassen, daß diese Organismen beim Uebergang von hell in dunkel zurückprallen. Ein begrenzter Licht-

fleck in dunkler Umgebung wirkt also auf sie als Falle. Auch andere, ältere Versuche, die von COHN (1852) und FAMINTZIN (1867) ausgeführt und von STRASBURGER (1878) bestätigt worden sind, lassen sich ohne die Annahme einer phobischen Reaktion nicht verstehen. Bei diesen Versuchen befanden sich Euglenen, Stephanosphaera, Haematococcus etc. in flachen Schalen, die direkt von der Sonne beschienen waren, in denen also die Helligkeit überall gleich groß war. Wurde nun ein schmales Brettchen quer über die Schale gelegt, so sammelten sich die beweglichen Organismen bald in dessen Halbschatten, sie verließen sowohl die Orte, wo der Kernschatten lag, als auch die, wo die direkte Sonne hinkam. Nun können aber die in allseitig gleicher Helligkeit befindlichen Schwärmsporen unmöglich eine Kenntnis davon haben, daß in einer gewissen Entfernung von ihrem augenblicklichen Aufenthaltsort eine ihnen mehr zusagende Helligkeit herrscht; sie können in diese also nur zufällig gelangen und dann durch Phobophototaxis dort festgehalten werden. Es ist uns im höchsten Grade wahrscheinlich, daß auch Volvox phobisch reagiert, denn auf plötzliche Verdunklung lassen sich die Kugeln sofort zu Boden sinken. Wie sich diese phobische Empfindlichkeit mit der topischen kombiniert, das muß noch aufgeklärt werden. Es müssen also neue Untersuchungen ausgeführt werden; dann erst wird es möglich sein, zu sagen, inwieweit Lichtintensität und Strahlenrichtung die phototaktischen Bewegungen beeinflussen.

Nach unseren Erfahrungen beim Heliotropismus wird man erwarten dürfen, daß auch die Wellenlänge des Lichtes bei der Phototaxis nicht gleichgültig ist. In der Tat haben diesbezügliche Versuche ergeben, daß den stärker brechbaren Strahlen offenbar eine viel größere phototaktische Wirkung zukommt, als den schwächer brechbaren.

Ueber die primäre physikalische oder chemische Wirkung des Lichtes, die zur Perzeption führt, ist gar nichts bekannt. Auch der Ort der Lichtperzeption ist noch nicht genügend erforscht. Für topische Phototaxis werden wir bei der Chemotaxis annehmen müssen, daß der Organismus auf Beleuchtungsdifferenzen zwischen Vorder- und Hinterende reagiert, bei der phobischen Taxis aber wäre eine Lokalisation der Lichtperzeption am Vorderende wohl möglich. Bekanntlich tragen nun viele Schwärmsporen etc. am farblosen Vorderende einen rot gefärbten Fleck, den man als Augenfleck zu bezeichnen pflegt, dem man also Lichtempfindung zugeschrieben hat. Allein ein solcher Fleck fehlt bei gewissen phototaktischen Schwärmsporen völlig, und damit dürfte es wenig wahrscheinlich sein, daß er anderwärts eine Bedeutung für die Lichtperzeption hat.

Auch eine richtende Wirkung des galvanischen Stromes auf frei bewegliche Organismen ist bekannt (Galvanotaxis); sie ist besonders für Amöben und Infusorien, jedoch auch für höhere Tiere nachgewiesen (VERWORN, 1901, S. 476); zweifellos wird sie auch bei typisch pflanzlichen Objekten aufzufinden sein. Amöben und Infusorien stellen sich im allgemeinen mit ihrer Längsachse in die Richtung des Stromes und kriechen oder schwimmen dem negativen Pol zu; gewisse Flagellaten verhalten sich gerade umgekehrt, sie sammeln sich am positiven Pol an. Es beruht sehr wahrscheinlich die Galvanotaxis nicht auf einer Empfindlichkeit der Organismen für den elektrischen Strom selbst, sondern für die chemischen Zersetzungen, die derselbe herbeiführt. Nach LOEB und BUDGETT (1897)

entsteht auf der Anodenseite des Organismus freies Alkali, und dieses soll die negativ chemotaktische Wanderung zur Kathode veranlassen (vgl. PFEFFER, Phys. II, 826). Wie sich die zur Anode wandernden Flagellaten verhalten, bleibt noch aufzuklären.

Schließlich hätten wir noch die Geotaxis zu besprechen, die für Bakterien, Flagellaten etc. durch SCHWARZ (1884), ADERHOLD (1888) und MASSART (1891 b) angegeben worden ist. Viele Organismen bewegen sich bei Ausschluß anderer Richtkräfte nach oben, sind also negativ geotaktisch. MASSART fand von zwei Spirillen, die osmotaktisch und aerotaktisch gleich reizbar waren, das eine positiv, das andere negativ geotaktisch. — Ob es sich bei der Geotaxis um eine Reizbarkeit handelt, die man dem Geotropismus an die Seite stellen kann, scheint uns sehr fraglich; denn eine geotaktische Aufwärtsbewegung z. B. bringt den Organismus ja nicht in Bedingungen, unter denen die Einwirkung der Schwerkraft verändert wird, während ihn eine phototaktische Bewegung in andere Lichtintensitäten, eine chemotaktische oder eine osmotaktische Bewegung in andere Konzentrationen führt.

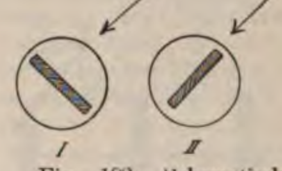


Fig. 182. Schematische Querschnitte durch Mesocarpuszellen. In der Mitte (schraffiert) die Chlorophyllscheibe. Die Pfeile bedeuten die Lichtrichtung.

Es kann jedoch für einen Organismus mit bestimmten Lebensgewohnheiten nützlich sein, hohe oder tiefe Schichten des flüssigen Mediums aufzusuchen. Dann liegt aber auch die Vermutung nahe, daß einem solchen Organismus eine Empfindung zukäme, wie tief in der Flüssigkeit er sich befindet. Eine solche Empfindung kann indes nicht irgendwie durch die Schwerkraft direkt zustande kommen, wohl aber könnte sie durch Perzeption des Druckes der Flüssigkeit vermittelt werden. In der Tat hat JENSEN (1893) die sog. Geotaxis auf die Perzeption von Druckdifferenzen zurückzuführen gesucht, freilich ohne daß es ihm gelungen wäre, dafür einen exakten Beweis zu liefern.

Taktische Bewegungen sind nicht auf die freilebenden Organismen beschränkt; sie finden sich auch in dem von der Zellwand umschlossenen Protoplasma und treten besonders anschaulich an gewissen Organen desselben, nämlich den Chloroplasten und den Zellkernen, hervor. Bei den ersteren sind auffallende phototaktische, bei den letzteren hauptsächlich traumatotaktische, also nach Verwundung eintretende Bewegungen bekannt. Die Bewegungen der Chloroplasten betrachten wir zweckmäßigerweise zuerst an Mesocarpus. In den zylindrischen Zellen dieser Alge befindet sich nur ein einziger Chloroplast, der die Gestalt eines flachen, rechteckigen Bandes hat. Die Fig. 182 *I* stellt die Lage dieses Bandes im Zellquerschnitt dar, wenn Licht mittlerer Intensität einfällt. Der Chloroplast benimmt sich unter diesen Umständen wie ein heliotropisches Blatt, er stellt sich senkrecht zu den einfallenden Lichtstrahlen und bietet diesen seine größte Fläche dar. Steigt aber die Lichtintensität, so macht die Chlorophyllplatte eine Drehung um 90° und wendet schließlich dem Licht die Kante zu (Fig. 182 *II*), entsprechend der Profilstellung der Laubblätter. Die betreffenden Versuche kann man sich jederzeit vor Augen führen, sie sind seit ihrer ersten Beschreibung

durch STAHL (1880) sehr beliebte Vorlesungsexperimente geworden. Trotzdem bleiben wichtige Details bei diesen Bewegungen noch ganz unaufgeklärt. Bewegt sich das Chlorophyll aktiv? Bewegungsorgane sind an ihm nicht entdeckt. Bewegt es sich passiv? Wie kommt es, daß das dann aktive Protoplasma richtig angreift und nur solange die Chorophyllplatte dreht, bis sie in der zweckmäßigen Stellung ist? Handelte es sich einfach darum, daß bei Zunahme der Lichtintensität eine bisher auf der meistbeleuchteten Außenseite der Zelle befindliche Protoplasmamasse sich von der hellsten Stelle zurückzöge und dabei das Chlorophyll passiv mitnähme, dann wäre noch alles verständlich. Tatsächlich muß aber das Protoplasma, welches der einen Flanke des Chloroplasten angrenzt, gerade die entgegengesetzte Bewegung machen wie das gegenüber befindliche. Unverständlich ist, daß nach einer genügend langen Beleuchtung auch im Dunkeln die Drehung nur soweit ausgeführt wird, als sie am Licht erfolgen würde (LEWIS 1898); denn man weiß gar nicht, woran die Platte es merkt, daß sie nun eine Drehung von 90° vollzogen hat.

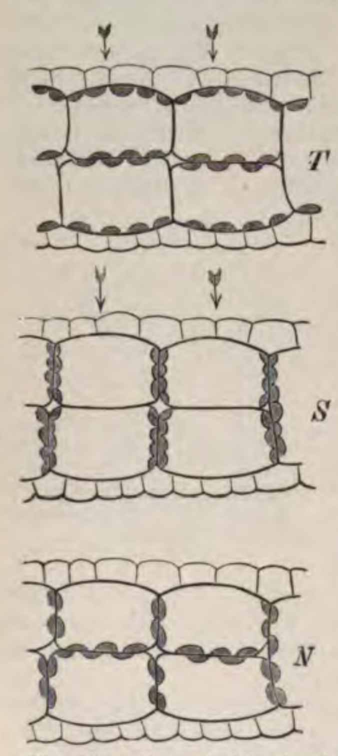


Fig. 183. Querschnitte durch Lemna trisulca. Stellung der Chlorophyllkörner bei *T* in diffusem Tageslicht, bei *S* in starker Sonne, bei *N* in der Nacht. Nach STAHL (1880). Aus „Bonner Lehrbuch".

Einfacher liegen die Verhältnisse, wenn viele und dafür kleinere Chlorophyllkörner in einer Zelle gegeben sind. Auch hier finden wir eine Flächenstellung und eine Profilstellung; dieselben kommen aber nicht durch einfache Drehung der Chloroplasten an Ort und Stelle zustande; es treten vielmehr ausgiebige Ortsveränderungen auf. Die Flächenstellung wird dadurch erreicht, daß die Chlorophyllkörner auf die beleuchteten Wände der Zelle sich begeben, die Profilstellung dadurch, daß sie die senkrecht zum Licht gestellten Wände aufsuchen. Die Figur 183 stellt Querschnitte durch Lemna trisulca dar; durch Pfeile ist die Richtung des Lichtes markiert; bei *T* befinden sich in diffusem Licht die Chlorophyllkörner in Flächenstellung, bei *S* in direktem Sonnenlicht in Profilstellung. Diese Stellungsänderung macht sich oft schon äußerlich am Blatt bemerkbar. Bei Profilstellung der Körner sieht das Blatt heller grün aus. — Die Profilstellung tritt bei verschiedenen Pflanzen in ganz verschiedener Lichtintensität ein. Bei Schattenpflanzen liegt diese Intensität tief, bei Sonnenpflanzen hoch. Selbst in den Zellen eines Blattes zeigen sich Differenzen: die untere Zellschicht von Elodea läßt erst in höherer Lichtintensität die Flächenstellung eintreten, als die obere (MOORE 1887). Für das Zustandekommen der beiderlei Stellungen gilt das bei Mesocarpus Gesagte; wir wissen nichts Sicheres, ob die Bewegungen passiv oder aktiv sind, doch sind sie, wenn passiv, leichter

verständlich als dort. — Die Bedeutung der Profilstellung in hellem Licht ist im allgemeinen verständlich, wir haben dieselbe Einrichtung am einzelnen Chlorophyllkorn, wie wir sie am beweglichen Blatt fanden, das Organ kann sich je nach Bedürfnis eine größere oder kleinere Lichtmenge verschaffen.

Neben Profil- und Flächenstellung existiert bei vielen, aber durchaus nicht bei allen Pflanzen auch noch eine dritte Stellung der Chloroplasten, die man als Nachtstellung bezeichnet hat (Fig. 183 *N*). Die Chlorophyllkörner gehen von den Außenwänden zurück und bedecken die Innen- und die Seitenwände, nehmen also teils Profil-, teils Flächenstellung an. Offenbar wirken bei dieser Stellung chemotaktische Bewegungen mit; insbesondere dürfte die Kohlensäure eine anziehende Wirkung auf die Chloroplasten haben. Sie soll sich (nach SENN 1904) beim Aufhören der Assimilation durch Verdunklung an den Innen- und Seitenwänden anhäufen, während sie auf der Außenseite rasch wegdiffundiert. — Durch den Einfluß des Lichtes können chemotaktische Bewegungen eventuell verdeckt werden.

Auf andere Bewegungen der Chloroplasten, so die Zusammenballung um den Zellkern und die Ansammlung in den Zellecken, können wir nicht eingehen, da diese Erscheinungen noch zu wenig aufgeklärt sind (vgl. KÜSTER 1905). Erwähnen wollen wir aber noch, daß neben Ortsveränderungen auch Gestaltsveränderungen vorkommen; so haben die Chloroplasten, die den Schmalseiten der Palisadenzellen aufsitzen, die Fähigkeit, bei hoher Lichtintensität von der Halbkugelform zur Linsenform überzugehen (STAHL 1880). Sie bieten damit dem Licht eine geringere Oberfläche, und deshalb hat diese Gestaltsänderung biologisch die gleiche Bedeutung wie anderwärts die Profilstellung.

Zum Schluß noch einige Bemerkungen über den Zellkern! Passive Ortsveränderungen des Zellkernes können überall bei starker Plasmabewegung beobachtet werden. Induzierte Bewegungen, Wanderungen nach einer bestimmten Stelle, findet man nach Verwundungen. Es hat zuerst TANGL (1884) gezeigt, daß auf Verwundungen in der Epidermis der Zwiebelschuppe die Zellkerne in der Richtung auf die Wundfläche vorrücken und sich an den der Wundstelle zugekehrten Zellwänden anlagern; ebenda entstehen auch starke Protoplasmaansammlungen. Nachdem dann NESTLER (1898) die weite Verbreitung solcher Traumatotaxis konstatiert hatte, verdanken wir NĚMEC (1901) die eingehendste Untersuchung derselben, insbesondere auch die Feststellung, mit welcher Geschwindigkeit der Wundreiz sich fortpflanzt, und wie rasch die „Reizstellung" wieder der „Normalstellung" weicht. Etwas prinzipiell Neues können wir durch näheres Eingehen auf diese Erscheinungen nicht erfahren, deshalb verweisen wir auf NĚMEC. Andere auffallende Beobachtungen über Wanderungen des Zellkernes haben MIEHE (1901) und KÖRNICKE (1901) gemacht: sie sahen den Zellkern unter nicht scharf präzisierbaren, aber jedenfalls recht anomalen Bedingungen, vielfach wohl gerade auch nach Verwundungen, durc[illegible]heinend intakte Zellwand zur Nachbarzelle überschlüpfen. E[illegible] Eindruck, als ob diese Kerne durch einen bei der Prä-p[illegible]ten Druck passiv in die Nachbarzelle befördert worden [illegible]ARMER und DIGBY (1907) können aber bei gewissen [illegible] Kerne aktiv in die Nachbarzelle wandern (vgl. S. 460).

Literatur.

I. Häufiger zitierte Hand- und Lehrbücher und ihre Abkürzungen.

Abderhalden, „Phys. Chem.". Lehrbuch der physiologischen Chemie. Berlin u. Wien 1906.
Bernard, Cl., „Leçons". Leçons sur les phénomènes de la vie etc. Paris 1878.
„Bonner Lehrbuch" s. STRASBURGER.
Czapek, „Bioch.". Biochemie der Pflanzen. Jena 1905.
Ebermayer, „Phys. Chem.". Physiologische Chemie der Pflanzen, I. Berlin 1882.
Goebel, „Organogr.". Organographie der Pflanzen. Jena 1898—1901.
Haberlandt, „Phys. Anat.". Physiologische Pflanzenanatomie. 3. Aufl. Leipzig 1904.
Hammarsten, „Phys. Chem.". Lehrbuch der physiologischen Chemie. 4. Aufl. Wiesbaden 1899.
Höber, „Physik. Chem.". Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. 2. Aufl. Leipzig 1907.
Lafar, „Mykologie". Handbuch der technischen Mykologie. (Im Erscheinen begriffen.) Jena 1904—07.
Mayer, Ad., „Agrik.-Chem.". Agrikulturchemie. 5. Aufl. Heidelberg 1901.
Oltmanns, „Algen". Morphologie und Biologie der Algen. Jena 1904—05.
Pfeffer, „Physiol.". Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. Leipzig 1897—1904.
Ramann, „Bodenkunde". Forstl. Bodenkunde und Standortslehre. Berlin 1893. 2. Aufl. 1905.
Sachs, „Handbuch". Handbuch der Experimentalphysiologie. Leipzig 1865.
— „Lehrbuch". Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. Leipzig 1874.
— „Vorlesungen". Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig 1882.
Strasburger, „Lehrbuch" oder „Bonner Lehrbuch" = Lehrbuch der Botanik von STRASBURGER, NOLL, SCHENCK, KARSTEN. 8. Aufl. Jena 1906.

II. Verzeichnis wichtiger Zeitschriften, die stark abgekürzt zitiert werden.

Die fettgedruckte arabische Zahl gibt den Band an; eine arabische Zahl in Klammer bedeutet die Serie; römische Zahlen geben die Abteilung an.

Abkürzung:	Voller Titel:
Ann. sc. nat.	Annales des sciences naturelles. Botanique. Paris.
Annals Bot.	Annals of Botany. Oxford.
Annales Buitenzorg	Annales du jardin botanique de Buitenzorg. Leiden.
Arb. Würzburg	Arbeiten des botanischen Instituts Würzburg. Leipzig.
Ber. bot. Ges.	Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft. Berlin.
Ber. chem. Ges.	Berichte der Deutschen chemischen Gesellschaft. Berlin.
Biol. Cbl.	Biologisches Centralblatt. Leipzig.
Bot. Cbl.	Botanisches Centralblatt. Jena.
Bot. Cbl. Beih.	Beihefte zum botanischen Centralblatt. Dresden.
Bot. Gaz.	Botanical Gazette. Chicago.
Bot. Ztg.	Botanische Zeitung. Leipzig. (Wenn nicht anders angegeben, stets I. Abteilung.)
Cbl. Bakt.	Centralblatt für Bakteriologie und Parasitenkunde. Jena.
Compt. rend.	Comptes rendus des séances de l'académie des sciences. Paris.
Jahrb. wiss. Bot.	Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Berlin.
Landw. Jahrb.	Landwirtschaftliche Jahrbücher. Berlin.
Phil. Transactions	Philosophical Transactions of the Royal Society. London.
Proc. R. Soc.	Proceedings of the Royal Society. London.
Progressus	Progressus rei botanicae. Jena.
Sitzungsber. Berlin	Sitzun[illegible] der Akademie der Wissenschaften, physikal.-m[illegible] Berlin.

Sitzungsber. Wien	Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften, mathem.-nat. Klasse. Wien.
Unters. Tübingen	Untersuchungen aus dem botan. Institut Tübingen. Leipzig.
Versuchsstat.	Die landwirtschaftlichen Versuchsstationen. Berlin.

III. Literatur zu den einzelnen Vorlesungen.

Vorbemerkung: Zu jeder Vorlesung ist die Literatur in alphabetischer Reihenfolge zitiert. Wichtigere Literatur, die nach Abschluß des Manuskriptes erschien, ist am Ende des Alphabets in Klammern angeführt.

Finden sich hinter einem Autornamen zwei Jahreszahlen, so bedeutet die erste [eingeklammerte] die im Text stehende Zahl; die zweite ist die richtige Jahreszahl. Wurde im Text versehentlich eine Jahreszahl zweimal gebraucht, ohne daß durch den Zusatz von a, b eine nähere Bezeichnung erfolgte, so ist im Literaturverzeichnis in runder Klammer hinter der Jahreszahl die Seite des Buches genannt, für die das Zitat gilt.

Vorlesung 1.

Berthold, G. *1886.* Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig. **Brücke,** E. *1861.* Die Elementarorganismen. Sitzungsber. Wien. **44**, II, 381. (Ostwalds Klassiker Nr. 95. Leipzig 1898) **Bütschli.** *1892.* Unters. über die mikrosk. Schäume u. d. Protoplasma. Leipzig. — *1898.* Untersuchungen über Strukturen etc. Leipzig. **Degen.** *1905.* Bot. Ztg. **63**, 163. **Fischer,** A. *1899.* Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena. **Gaidukow.** *1906.* Ber. bot. Ges. **24**, 580. **Hofmeister.** *1901.* Die chemische Organisation der Zelle. Braunschweig. **Klemm.** *1895.* Jahrb. wiss. Bot. **28**, 627. **König.** *1882.* Zusammensetzung der menschlichen Nahrungs- und Genußmittel. 2. Aufl., I. Bd. Berlin 1882. — *1897.* Versuchsstat. **48**, 81. **Meyer,** A. *1895.* Untersuchungen über die Stärkekörner. Jena. (Vgl. auch Ber. bot. Ges. **24**, 340.) **Reinke.** *1881.* Unters. aus d. botan. Laborat. Göttingen **2**, 79. — *1883.* Ibid. **3**, 1. **Reinke** u. **Rodewald.** *1881.* Unters. aus d. botan. Laborat. Göttingen **2**, 1. **Tschirch.** *1906.* Die Harze und die Harzbehälter. 2. Aufl. Berlin. 2 Bde. **Unger.** *1854.* Sitzungsber. Wien **12**, 367. **Voechting.** *1882.* Die Bewegungen der Blüten und Früchte. Bonn.

Vorlesung 2.

Appel. *1906.* Ber. bot. Ges. **24**, 118. **Berthold,** G. *1886.* Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig. **Goebel,** J. K. *1903.* Ueber die Durchlässigkeit der Cuticula. Diss. Leipzig. **Hofmeister,** Fr. *1901.* Die chemische Organisation der Zelle. Braunschweig. **Krömer.** *1903.* Bibl. botanica Heft 59. **Livingston.** *1903.* Rôle of diffusion and osmotic pressure in plants. Chicago. **Nägeli.** *1855.* Pflanzenphys. Unters. **1**, 21. **Nathansohn.** *1902—1904.* Jahrb. wiss. Bot. **38**, 241; **39**, 607; **40**, 403. **Nernst.** *1890.* Zeitschr. f. physik. Chemie **6**, 37. **Overton.** *1895.* Vierteljahrsschr. d. Naturf.-Gesellsch. Zürich. — *1899.* Ebenda. — *1900.* Jahrb. wiss. Bot. **34**, 669 **Pfeffer,** W. *1877.* Osmotische Untersuchungen. Leipzig. — *1886.* Unters. Tübingen **2**, 179. — *1890.* Plasmahaut und Vakuolen. (Abh. math.-phys. Kl. Sächs. Ges. **16**, 187.) **Steinbrinck.** *1904.* Flora **93**, 136. **de Vries,** H. *1877.* Die mechan. Ursachen der Zellstreckung. Leipzig. — *1884.* Methode zur Analyse der Turgorkraft. Jahrb. wiss. Bot. **14**, 427. — *1888a.* Bot. Ztg. **46**, 229. — *1888b.* Ebenda **46**, 393. **Wächter.** *1905.* Jahrb. wiss. Bot. **41**, 165.

Vorlesung 3.

Burgerstein. *1904.* Die Transpiration der Pflanzen. Jena. **Büsgen.** *1905.* Flora **95**, 58. **Freidenfelt.** *1902.* Flora **91**, 115. **Goebel.** *1886.* Ber. bot. Ges. **4**, 249. — *1887.* Bot. Ztg. **45**, 717. — *1889.* Biologische Schilderungen. Marburg. **Haberlandt,** F. *1877.* Wissensch.-prakt. Unters. auf d. Geb. d. Pflanzenbaues **2**, 158. **Hales.** *1748.* Statick der Gewächse. Halle. **Hellriegel.** *1883.* Beitr. zu den naturw. Grundlagen des Ackerbaues. Braunschweig. **Höhnel.** *1879.* Wollnys Forschungen a. d. Geb. der Agrikulturphysik **2**, 398. **Jost.** *1887.* Bot. Ztg. **45**, 601. **Karsten.** *1892.* Bibliotheca botanica, Heft 22. **Kihlmann.** *1890.* Pflanzenbiol. Studien aus Russisch-Lappland. **Kny.** *1895.* Ber. bot. Ges. **13**, 361. — *1898.* Ber. bot. Ges. **16**, 216. **Kosaroff.** *1897.* Einfl. äuß. Faktoren auf d. Wasseraufnahme. Diss. Leipzig. **Kraus,** C. *1892.* Wollnys Forsch. auf. d. Geb. d. Agrikulturphysik **15**. **Krömer.** *1903.* Bibliotheca botan. Heft 59. **Livingston.** *1906.* Relation of desert plants to soil etc. Washington. **Mez.** *1904.* Jahrb. wiss. Bot. **40**, 157. **Nobbe.** *1872.* Versuchsstat. **15**, 391. — *1875.* Tharandter forstl. Jahrb., S. 201. **Rostock.** *1904.* Bot. Ztg. **62**, 11. **Rysselberghe.** *1901.* Bull. Acad. Belg. (Sciences) 1901, Nr. 3.

(Recueil Inst. bot. d. Brux. 5, 209.) — **Sachs.** *1860.* Bot. Ztg. **18**, 123. **Schimper.** *1888.* Die epiphytische Vegetation Amerikas. Jena. **Schuhmacher.** *1867.* Jahresb. f. Agrik.-Chemie 83. **Schwarz,** F. *1883.* Unters. Tübingen **1**, 135. **Spalding.** *1906.* Bot. Gaz. **41**, 262. **Stahl.** *1893.* Annales Buitenzorg **11**, 98. — *1897.* Bot. Ztg. **55**, 71. **Steinbrinck.** *1905.* Flora **94**, 464. **Ursprung.** *1903.* Bibliotheca botanica Heft 60. **Volkens.** *1887.* Flora der ägyptisch-arab. Wüste. Berlin. **Wacker.** *1898.* Jahrb. wiss. Bot. **32**, 71. **Wiesner.** *1882.* Sitzungsber. Wien **86**, 40. **Wollny.** *1897.* Forsch. auf d. Geb. d. Agrikulturphysik **20**, 52.

Vorlesung 4.

Askenasy. *1875.* Bot. Ztg. **33**, 441. **Benecke.** *1899.* Bot. Ztg. **57**, Abt. II, 130, Anm. **Boussingault.** *1878.* Agronomie **6**, 349. **Brown and Escombe.** *1900.* Phil. Transactions B. **193**, 223. **Burgerstein.** *1904.* Die Transpiration der Pflanzen. Jena. **Darwin.** *1898.* Phil. Transactions B. **190**, 531. — *1904.* Bot. Gaz. **37**, 81. **Hales.** *1748.* Statick der Gewächse. Halle. **Kohl.** *1886.* Die Transpiration der Pflanzen etc. Braunschweig. **Leitgeb.** *1886.* Mitt. a. d. bot. Institut Graz **1**, 123. **Livingston.** *1906.* s. Vorl. 3. **Noll.** *1902.* Bonner Lehrbuch d. Botanik. 5. Aufl. Jena. S. 157. **Schimper.** *1898.* Pflanzengeographie auf biol. Grundlage. Jena. **Schwendener.** *1881.* Monatsber. Berl. Akad., S. 833. (Ges. Abhdlgn. **1**, 33). **Stahl.** *1893.* Annales Buitenzorg **11**, 98. — *1894.* Bot. Ztg. **52**, 117. — *1896.* Annales Buitenzorg **13**, 137. **Ursprung.** *1903.* Die physikalischen Eigenschaften der Laubblätter. Bibliotheca botanica Heft 60. **Volkens.** *1887.* Flora d. ägypt.-arab. Wüste, S. 51. Berlin. **Wiesner.** *1882.* Sitzungsber. Wien **86**. **Wisser.** *1904.* Ueber d. angeblichen chemischen Transpirationsschutz der Pflanzen. Diss. Kiel.

Vorlesung 5 und 6.

Askenasy. *1895* u. *1896.* Verhandl. d. naturhist.-med. Vereins Heidelberg (N. F.) **5**. **Baranetzky.** *1873.* Abh. Naturf. Ges. Halle **13**, 3. **Boehm.** *1879.* Bot. Ztg. **37**, 225. — *1892.* Ber. bot. Ges. **10**, 539. **Brücke.** *1844.* Annalen d. Physik u. Chemie **63**, 193. (Ostwalds Klassiker Nr. 95.) **Claussen.** *1901.* Flora **88**, 422. **Copeland.** *1902.* Bot. Gaz. **35**, 161. **Darbishire.** *1905.* Bot. Gaz. **39**, 356. **Darwin, Vines, Joly.** *1896.* Report of a discussion of the ascent of water. Annals Bot. **10**, 630. **Devaux.** *1902.* Compt. rend. **134**, 1366. **Dixon.** *1896.* Proc. Irish acad. **4**, 61. — *1906.* Proc. R. Soc. B, **79**, 41. **Dixon and Joly.** *1894.* Annals bot. **8**, 468. — *1895a.* Proc. R. Soc. **57**, 3. — *1895b.* Phil. Transact. B. **186**, 563. **Elfving.** *1882.* Bot. Ztg. **40**, 714. **Errera.** *1886.* Bot. Ztg. **42**, 16. **Ewart.** *1905.* Phil. Transactions B. **198**, 41 (abstract in Proc. R. Soc. 1904, **74**, 554). **Figdor.** *1898.* Sitzungsber. Wien. **107**, I, 641. **Godlewski.** *1884.* Jahrb. wiss. Bot. **15**, 602. **Goebel.** *1897.* Flora **83**, 444. **Haberlandt.** *1894* u. *1895.* Sitzungsber. Wien. **103**, I, 489; **104**, I, 55. — *1897.* Jahrb. wiss. Bot. **30**, 511. **Hales.** *1748.* Statick der Gewächse. Halle. **Hartig,** R. *1882.* Unters. aus d. forstbot. Instit. München **2**, 1. — *1883,* ibid. **3**, 73. **Hartig,** Th. *1853.* Botan. Ztg. **11**, 478. — *1862.* Botan. Ztg. **20**, 85. **Höhnel.** *1879.* Jahrb. wiss. Bot. **12**, 47. **Hofmeister.** *1862.* Flora **45**, 97. **Hulett.** *1903.* Zeitsch. physik. Chemie **42**, 353. **Humboldt,** zit. nach Meyens Pflanzenphysiologie **2**, 85. **Janse.** *1887.* Jahrb. wiss. Bot. **18**, 1. **Kohl.** *1886.* Die Transpiration etc. Braunschweig. **Lepeschkin.** *1902.* Flora. **90**, 42. — *1906.* Bot. Cbl. Beih. **19**, I, 409. **Mc. Nab.** *1871.* Transact. bot. Soc. Edinburg **11**, 45. **Marloth.** *1887.* Ber. bot. Ges. **5**, 319. **Moebius.** *1907.* Bot. Cbl. Beih. **21**, I, 42. **Molisch.** *1898.* Sitzungsber. Wien. Akad. **107**, I, 1247. — *1902.* Botan. Ztg. **60**, 45. — *1903.* Ber. bot. Ges. **21**, 381. **Moll.** *1880.* Verslagen u. Meded. Akad. d. Wet. Natuurk. R. 2, Deel 15. **Nägeli.** *1866.* Sitzungsber. Bayer. Akad. d. Wiss. (Botan. Mitt. **2**, 369 u. 429.) **Nernst.** *1900.* Theoret. Chemie, 3. Aufl., S. 165. **Noll.** *1897.* Sitzungsber. Niederrhein. Gesellsch., November. **Pfeffer.** *1877.* Osmotische Untersuchungen. Leipzig. — *1890.* Plasmahaut u. Vakuolen. Abh. Kgl. Ges. d. Wiss. Leipzig **16**. — *1892.* Studien z. Energetik. Abh. Kgl. Ges. d. Wiss. Leipzig **18**. **Pfitzer.** *1877.* Jahrb. wiss. Botan. **11**, 177. **Pitra.** *1878.* Jahrb. wiss. Bot. **11**, 437. **Pond.** *1905.* U. S. Fish Commission Report for 1903, S. 483. Washington. **Reinganum.** *1896.* Annalen d. Physik (Wiedemann) N. F. **59**, 764. **Reinke.** *1902.* Ber. bot. Ges. **20** (97). **Rothert.** *1899.* Bullet de l'acad. d. Cracovie **34**. **Sachs.** *1873.* Versuche, mitgeteilt durch de Vries. Arb. Würzburg **1**, 288. — *1878.* Arb. Würzburg. **2**, 148. — *1879.* Arb. Würzburg **2**, 291. **Schröder.** *1869.* Jahrb. wiss. Bot. **7**, 261. **Schwendener.** *1882.* Die Schutzscheiden. Abh. d. Berl. Akad. (Ges. Abh. **2**). — *1886.* Sitzungsber. Berl. 561 (Ges. Abh. **1**, 207). — *1892.* Sitzungsber. Berl. 911 (Ges. Abh. **1**, 256). — *1893.* Sitzungsber. Berl. 835 (Ges. Abh. **1**, 298).

Semler. *1886.* Handbuch der trop. Agrikultur **1.** Wismar. **Spanjer.** *1898.* Bot. Ztg. **56,** 35 (cfr. Bot. Ztg. **56,** II, 177, 241, 315). **Stahl.** *1888.* Pflanzen und Schnecken (Jen. Ztschr. f. Naturw.), S. 42. **Steinbrinck.** *1894.* Ber. bot. Ges. **12,** 120. — *1906.* Jahrb. wiss. Bot. **42,** 579. **Strasburger.** *1891.* Bau u. Verrichtungen d. Leitungsbahnen. Jena. — *1893.* Ueber das Saftsteigen (Histol. Beitr. 5). Jena. **Trécul.** *1855.* Ann. sc. nat. (4), **3,** 343. **Ursprung.** *1904.* Bot. Cbl. Beih. **18,** I, 147. — *1906.* Jahrb. wiss. Bot. **42,** 503. — *1907.* Biol. Cbl. **27,** 1. **Vesque.** *1883.* Compt. rend. **97.** — *1883.* Ann. sc. nat. (6) **15,** 5. **Weinrowski.** *1899.* Fünfstücks Beitr. **3.** **Westermaier.** *1884.* Sitzungsber. Berlin, S. 1110. **Wieler.** *1888.* Jahrb. wiss. Bot. **19,** 82. — *1893.* Cohns Beitr. z. Biologie **6.** 1, **Wilson.** *1881.* Unters. Tübingen **1,** 8. **Zimmermann.** *1885.* Ber. bot. Ges. **3,** 290.

Ursprung. *1907.* Abtötungs- und Ringelungsversuche an einigen Holzpflanzen. Jahrb. wiss. Bot. **44,** 287.]

Vorlesung 7 und 8.

Benecke. *1894.* Ber. bot. Ges. **12** (105). — *1895.* Jahrb. wiss. Bot. **28,** 487. — *1896.* Bot. Ztg. **54,** 97. — *1898.* Bot. Ztg. **56,** 83. — *1903.* Bot. Ztg. **61,** 19. — *1904.* Bot. Ztg. **62,** II, 113. — *1907.* Bot. Ztg. **65,** I, 1. **Beyer.** *1869.* Versuchsstat. **11,** 263. **Birner u. Lucanus.** *1866.* Versuchsstat. **8,** 128. **Boussingault.** *1860.* Chimie agricole (2. Ed.) **1.** **von der Croone.** *1904.* Diss. Bonn. **Czapek.** *1896.* Jahrb. wiss. Bot. **29,** 321. **Ebermayer.** *1884.* Bot. Jahresb. I, 8. **Engler.** *1879-82.* Versuch einer Entwicklungsgesch. d. Pflanzenwelt. Leipzig. **Engler,** Arnold. *1901.* Berichte Schweiz. bot. Ges. **11,** 23 (Bot. Cbl. **89,** 269). **Ewert.** *1905.* Landw. Jahrb. **34,** 233 (cfr. Ber. bot. Ges. **23,** 480, **24,** 112 u. 199. **Fliche u. Grandeau.** *1873.* Annales d. Chim. et d. Physique (4), **2.** **Gössl.** *1905.* Bot. Cbl. Beih. **18,** I, 119. **Gris.** *1843.* Zitiert nach Molisch 1892. **Grübler.** *1881.* Journ. f. pr. Chem. **131,** 97. **Haselhoff.** *1893.* Landw. Jahrb. **22,** 851. **Hattori.** *1899.* Bot. Cbl. **80,** 171. **Hellriegel.** *1883.* Beitr. z. d. naturw. Grundlagen d. Ackerbaues. Braunschweig. **Höveler.** *1892.* Jahrb. wiss. Bot. **24,** 294. **Jodin.** *1883.* Annales d. Chim. et d. Phys. (5), **30,** 485. **Kanda.** *1904.* Zitiert nach Benecke 1904. **Knop.** *1860.* Versuchsstat. **2,** 65 u. 270. — *1868.* Kreislauf des Stoffes. Leipzig. — *1884.* Versuchsstat. **30,** 293. **Koch,** A. u. E. **Kröber** *1906* (Fühlings Landw. Ztg.) Bot. Cbl. **102,** 329. **Kny.** *1898.* Ber. bot. Ges. **16,** 216. **Kunze.** *1906.* Jahrb. wiss. Bot. **42,** 357. **Liebig,** J. *1840.* Die Chemie in der Anwendung auf Agrikultur. 7. Aufl. 1862. Braunschweig. **Loew.** *1892.* Flora **75,** 368 (vgl. auch **92,** 489). **Malaguti u. Durocher.** *1858.* Ann. sc. nat. (4), **9,** 222. **Moebius.** *1904.* Ber. bot. Ges. **22,** 563. **Molisch.** *1895* u. *1896.* Sitzungsber. Wien **104,** I, 783; **105,** I, 633. — *1892.* Die Pflanze in ihrer Bez. zum Eisen. Jena. **Nägeli.** *1865.* Sitzungsber. München (Bot. Mitteilungen **2,** 1). — *1893.* Die oligodynamischen Erscheinungen. Basel. **Nikitinsky.** *1904.* Jahrb. wiss. Bot. **40,** 1 **Nobbe.** *1862.* Versuchsstat. **4,** 217 u. 318. — *1864-68.* Landw. Jahrb. **6,** 57; **9,** 228; **10,** 12. — *1867.* Versuchsstat. **9,** 478. — *1868.* Versuchsstat. **10,** 1 u. 94. **Oehlmann.** *1898.* Veg. Fortpfl. d. Sphagnaceen nebst ihrem Verh. gegen Kalk [Diss. Freiburg (Schweiz)]. Braunschweig. **Ono.** *1900.* Journ. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo **13,** 141. **Osterhout.** *1906.* Bot. Gaz. **42,** 127 (Bot. Ztg. **65,** II, 26). **Paul.** *1906.* Ber. bot. Ges. **24,** 148. **Peters.** *1860.* Versuchsstat. **2,** 135. **Pfeffer.** *1895.* Jahrb. wiss. Bot. **28,** 238. **Pond.** *1903.* S. Vorl. 5 u. 6. **Prianischnikow.** *1901.* Versuchsstat. **56,** 107. — *1904.* Ber. bot. Ges. **22,** 184. — *1905 a.* Ber. bot. Ges. **23,** 8. — *1905 b.* Versuchsstat. **63,** 151. **Raulin.** *1869.* Ann. sc. nat. (5), **11,** 93. **Richards.** *1897.* Jahrb. wiss. Bot. **30,** 665. **Richter,** O. *1906.* Sitzungsber. Wien **115,** 1. **Rothert.** *1906.* Bot. Ztg. **64,** 43. **Roux.** *1900.* Traité des rapports des plantes avec le sol. Montpellier. **Sachs,** J. *1860.* Versuchsstat. **2,** 22 u. 224. — *1862.* Flora **45,** 52. — *1882.* Vorlesungen über Pflanzenphysiol. Leipzig. — *1892.* Flora **75,** 171. **Salm Horstmar.** *1856.* Vers. und Resultate über d. Nahrung d. Pflanze. Braunschweig. **Saussure,** Th. *1804.* Recherches sur la Végétation; (Ostwalds Klassiker 15 u. 16). **Schander.** *1904.* Landw. Jahrb. **33,** 517. **Schimper.** *1890.* Flora **73,** 207. — *1898.* Pflanzengeographie auf physiolog. Grundlage. Jena. **Schmiedeberg.** *1877.* Zeitschr. f. physiol. Chem. **1,** 205. **Schrader.** *1800.* Preisschrift über die eigentl. Erzeugung der erdigen Bestandteile in den Getreidearten. Berlin. **Senebier.** *1800.* Physiol. végétale. Bd. 3. **Solms-Laubach, Graf zu.** *1905.* Die leitenden Gesichtspunkte der Pflanzengeographie. Leipzig. **Sprengel,** C. *1839.* Die Lehre vom Dünger. **Stiehr.** *1903.* Dissertation. Kiel. **Stoklasa.** *1905.* Cbl. Bakt. II, **14,** 723. **Swiecicki.** *1900.* Berichte aus d. landw. Instit. Halle **14.** **Thurmann.** *1849.* Essai de phytostatique appl. à la chaîne du Jura. **Treub.** *1888.* [Ann]ales Buitenzorg. **Tschermak.** *1899.* Justs Bot. Jahresb. **27,** 2, 188. **Vallot.** Rech. physico-chimiques s. la terre végétale. Paris. **Wiegmann u. Polstorff.**

1842. Ueb. d. anorg. Bestandteile der Pflanze. Braunschweig. **Wilfarth** u. **Wimmer.** *1903.* Journal für Landw. **51**, 129. **Willstaetter.** *1906.* Annal. d. Chemie **350**, 1 u. 48. **Wolff.** *1868.* Versuchsstat. **10**, 351. — *1871—1880.* Aschenanalysen v. landw. Produkten. Berlin. **Wollny.** *1897.* Zersetzung d. organischen Stoffe u. d. Humusbildungen. Heidelberg. — *1898.* Forschungen a. d. Geb. d. Agrikulturphysik **20**, 133. **Wortmann.** *1892.* Bot. Ztg. **50**, 643.

Vorlesung 9 und 10.

Aubert. *1891.* Revue gén. de bot. **3**, 97. **Bach.** *1898.* Archives Genève (4) **5**, 401. **Baldasseroni.** *1906.* Bot. Cbl. **104**, 199. **Bastit.** *1891.* Revue gén. de botan. **3**, 522. **Bayer.** *1870.* Ber. chem. Ges. **3**, 68. **Beijerinck.** *1890.* Bot. Ztg. **48**, 741. — *1901.* Kon.-Akad. v. Wetensch. Amsterdam. Proceedings 1901, 45. **Bernard.** *1904* u. *1905.* Bot. Cbl. Beih. **16**, 36; **19**, 59. **Blackman.** *1895.* Phil. Transactions B. **186**, 504. — *1905.* Annals bot. **19**, 281 (vgl. auch Jost, Biol. Cbl. **26**, 225). **Blackmann** and **Matthaei.** *1905.* Proc. R. Soc. B. **76**, 402. **Bokorny.** *1897.* Biol. Cbl. **17**, 1 (hier die ältere Literatur über Stärkebildung aus versch. org. Substanzen). **Bonnier** et **Mangin.** *1886.* Annal. sc. nat. Bot. (7) **3**, 1. — *1886.* (S. 145) Compt. rend. **102**, 123. **Bottomley** and **Jackson.** *1903.* Proc. R. Soc. **72**, 130. **Boussingault.** *1868.* Agronomie **4**, 300 u. 375. **Brown.** *1899.* British Assoc. Dover. Address to the chem. Section. **Brown and Escombe.** *1900.* Phil. Transactions B. **193**, 223. — *1902.* Proc. R. Soc. **70**, 397. — *1905.* Proc. R. Soc. B. **76**, 29. **Brown** and **Morris.** *1893.* Journal of the chem. Soc. Transact. **63**, 604. **Burgerstein.** *1900.* Ber. bot. Ges. **18**, 168. **Butlerow.** *1861.* Compt. rend. **53**, 145. **Curtius** u. **Reinke.** *1897.* Ber. bot. Ges. **15**, 201. **Czapek.** *1902.* Ber. bot. Ges. **20** (44). **Darwin.** *1898.* Phil. Transactions B. **190**, 531. **Daubeny.** *1836.* Phil. Transactions 1839, S. 149. **Detleffsen.** *1888.* Arb. Würzburg **3**, 534. **Devaux.** *1889.* Ann. sc. nat. (7) **9**, 95. **Draper.** *1843.* Philosoph. Magazine **23**, 161. **Ebermayer.** *1885.* Sitzungsber. München **15**, 303. **Elfving.** *1880.* Arb. Würzburg **2**, 495. **Engelmann.** *1881.* Bot. Ztg. **39**, 441. — *1882.* Bot. Ztg. **40**, 426. — *1884.* Bot. Ztg. **42**, 81. — *1894.* Pflügers Archiv **57**, 375. **Erlenmeyer.** *1877.* Ber. chem. Ges. **10**, 634. **Euler.** *1904.* Ber. chem. Ges. **37**, 3411. **Ewart.** *1896.* Journal of the Linn. Society; Botany **31**, 364. — *1897.* ibid. **31**, 554. — *1898.* Bot. Cbl. **75**, 33. **Fischer, E.** *1894.* Ber. chem. Ges. **27**, 3231. **Friedel.** *1901.* Compt. rend. **132**, 1131. **Gaidukow.** *1906.* Ber. bot. Ges. **24**, 1 (hier ältere Lit.). **Giltay.** *1898.* Annales Buitenzorg **15**, 43. **Godlewski.** *1873.* Arb. Würzburg **1**, 343. — *1877.* Flora **60**, 218. **Grafe.** *1906.* Oest. bot. Ztg. **Hansen.** *1899.* Flora **86**, 469. **Hertzog.** *1902.* Zeitschr. f. phys. Chem. **35**, 459. **Hoppe.** *1879.* Zeitschr. f. physiol. Chem. **2**, 425. **Jumelle.** *1892.* Revue gén. de Bot. **4**, 166. **Just.** *1882.* Forsch. a. d. Geb. d. Agrikulturphysik **5**, 79. **Kanitz.** *1905.* Zeitschr. f. Elektrochemie 1905 (vgl. auch Biol. Cbl. **27**, 11). **Kegel.** *1905.* Diss. Göttingen. **Klebs.** *1888.* Unters. Tübingen **2**, 489. **Kohl.** *1897.* Ber. bot. Ges. **15**, 111 u. 361. — *1906.* Ber. bot. Ges. **24**, 222. **Kny.** *1897.* Ber. bot. Ges. **15**, 388. — *1898.* Bot. Cbl. **73**, 426. **Kraus.** *1869.* Jahrb. wiss. Bot. **12**, 288. — *1872.* Zur Kenntnis der Chlorophyllfarbstoffe. Stuttgart. **Kreusler** (fälschlich als Kreussler zitiert) *1885—90.* Landw. Jahrb. 1885: **14**, 913; 1887: **16**, 711; 1888: **17**, 161; 1890: **19**, 649. **Landolt.** *1894.* Ber. chem. Ges. **27**, 2872. **Laurent.** *1887.* Bull. Soc. bot. Belg. **26**, 243. **Lopriore.** *1895.* Jahrb. wiss. Bot. **28**, 531. **Loew.** *1886.* Journal f. prakt. Chemie **33**, 321; **34**, 51 (vgl. Bot. Ztg. 1886, **44**, 849). **Macchiati.** *1903.* Revue gén. bot. **15**, 20. **Marchlewski.** *1901.* In Roscoe-Schorlemmer, Ausf. Lehr. der Chemie. Bd. 8. Braunschweig. **Matthaei.** *1904.* Phil. Transactions B. **197**, 47. **Mayer,** Ad. *1897.* Versuchsstat. **48**, 67. **Mayer,** R. *1845.* Die organische Bewegung im Zusammenhang mit dem Stoffwechsel. Heilbronn. **Meissner.** *1894.* B. z. Kenntn. d. Assimilationstätigkeit der Blätter. Diss. Bonn. **Meyer.** *1885.* Bot. Ztg. **43**, 417. — *1886.* Bot. Ztg. **44**, 81. **Molisch.** *1904.* Bot. Ztg. **62**, 1. — *1906.* Congrès internat. Wien 1905. Ergebnisse S. 179. **Moll.** *1877.* Landw. Jahrb. **6**, 327. **Müller,** Arno. *1904.* Jahrb. wiss. Bot. **40**, 443. **Nagamatz.** *1887.* Arb. Würzburg **3**, 389. **Nell,** P. *1905.* Annalen d. Physik (4) **18**, 323. **Noll.** *1894.* In „Bonner Lehrbuch" 1. Aufl. **Pantanelli,** E. [*1903.*] *1904.* Jahrb. wiss. Bot. **39**, 167. **Pfeffer.** *1871.* Arb. Würzburg **1**, 1. — *1872.* Bot. Ztg. **30**, 425. — *1881.* Pflanzenphysiologie, 1. Aufl., **1**, 185. **Pollacci.** *1900.* Atti d. Istit. Bot. Pavia (N. S.) **6**, 45. — *1902.* Atti d. Istit. Bot. Pavia **8.** — *1905 a.* Ebenda **9.** — *1905 b.* Atti d. Istit. Bot. Pavia (2) **10.** **Reinke.** *1883.* Ber. bot. Ges. **1**, 406. — *1884.* Bot. Ztg. **42**, 1. — *1893.* Sitzungsber. Berlin 527. **Richards** and **Mc Dougal.** *1904.* Bull. Torrey bot. Club **31**, 57 (Czapek Biochemie I, 428) **Sachs.** *1860.* Jahrb. wiss. Bot. **2**, 338. — *1875.* Geschichte der Bot. München. — *1884.* Arb. Würzburg **3**, 1. **Saposchnikoff.** *1890.* Ber. bot. Ges. **8**, 233. — *1895.*

Bot. Cbl. 63. 246. (Ref. d. russ. Arb. von 1894). **Saussure.** *1804.* Zit. Vorl. 7. 8. **Schimper.** *1885.* (S. 139) Jahrb. wiss. Bot. 16, 1. — *1885.* (S. 126.) Bot. Ztg. 43, 737. **Schmidt.** *1902.* Atmung der Blätter. Diss. Leipzig. **Schwarz,** F. *1881.* Unters. Tübingen 1, 97. **Stahl.** *1894.* Bot. Ztg. 52, 117. — *1906.* Naturw. Wochenschr. (N. F.) 5, Nr. 19. **Timiriasef.** *1885.* Ann. sc. nat. (7), 2, 99. — *1903.* Proc. R. Soc. B. 72, 424. **Treboux.** *1903.* Flora 92, 49. **Unger.** *1855.* Anatomie u. Physiol. d. Pflanze. Pest, Wien, Leipzig. **Usher** u. **Priestley.** *1906.* Proc. R. Soc. B. 77, 369. **Wiesner,** J. *1905.* Jan Ingen-Housz. Wien. **Willstaetter.** *1906.* Annalen der Chemie 350, 1 u. 48 (Bot. Ztg. 1907, II, S. 20). **Zimmermann.** *1893.* B. z. Morph. u. Phys. 1, 29.

[**Kohl.** *1907.* Kohlensäure u. Chlorophyllfunktion (Sammel-Referat). Ber. bot. Ges. 24, S. (39). **Pollacci.** *1907.* Sulla scoperta dell' aldeide formica nelle piante. Rendiconti accad. d. Lincei 16, 199.]

Vorlesung 11.

Baessler. *1887.* Versuchsstat. 33, 231. **Balicka-Iwanowska.** *1906.* Bull. Acad. Crac. 616. **Baumann.** *1887.* Versuchsstat. 33, 247. **Berthelot** et **André.** *1884.* Compt. rend. 99, 683. **Boussingault.** *1860.* Agronomie Bd. I. — *1861.* Ibid. Bd. II. **Castoro.** *1904.* Versuchsstat. 60, 41. **Cohnheim.** *1904.* Chemie d. Eiweißkörper. Braunschweig. (Roscoe-Schorlemmer, Lehrb. d. Chem., Bd. IX. 2. Aufl.) **Erlenmeyer** u. **Kunlin.** *1902.* Ber. chem. Ges. 35, 2438. **Fischer,** E. *1906.* Untersuchungen über Aminosäuren, Polypeptide und Protein. Berlin. **Frank,** A. *1905.* Umschau, S. 324. **Frank,** A. B. *1888.* Landw. Jahrb. 17, 421. **Gerlach.** *1904.* Jahrb. d. D. Landw.-Ges., S. 33. **Gerlach** u. **Vogel.** *1905.* Cbl. Bakt. II, 14, 124. **Godlewski.** *1903.* Bull. acad. Crac. 313. **Hansteen.** *[1898] 1899.* Jahrb. wiss. Bot. 33, 417. **Hofmeister.** *1902.* Asher-Spiro, Ergeb. d. Physiol. 1, 1 (Biochemie), 759. **Iwanoff.** *1901 a.* Versuchsstat. 55, 78. — *1901 b.* Jahrb. wiss. Bot. 36, 355. — *1904.* Bot. Cbl. 101, 488. **Kerner.** *1887.* Pflanzenleben 1, 60. **Kossel.** *1901.* Ber. chem. Ges. 34, 3214. **Laurent** et **Marchal.** *1904.* Bull. Acad. Bruxelles, Cl. des sc., p. 55. **Lefèvre.** *1906.* Rev. gén. bot. 18, 145. **Liebig.** *1840.* Die organ. Chemie in ihrer Anwendung auf Agrikultur. Braunschweig. **Löhnis.** *1905.* Cbl. Bakt. II, 14, 878. **Lutz.** *1899.* Ann. sc. nat. (7), 7, 1. — *1905.* Compt. rend. 140, 380. (Nach Bot. Cbl. 104, 317 hat **Lutz** in Bull. Soc. Bot. France 52, 194 seine Erfahrungen zusammengefaßt.) **Maliniak,** Marie. *1900.* Rev. de bot. 12, 337. **Mazé.** *1900.* Annal. Inst. Pasteur. 14, 26. **Molisch.** *1887.* Sitzungsber. Wien 95, I, 221. **Montemartini.** *1905.* Atti istit. Pavia 10, 1. **Muntz** et **Marcano.** *1889.* Compt. rend. 108, 1062. **Nikitinski.** *1902.* Jahrb. wiss. Bot. 40, 365. **Pitsch.** *1887—96.* Versuchsstat. 34, 217; 42, 1; 47, 357. **Posternak.** *1900.* Revue gén. de botan. 12, 5. **Reinhard** und **Suschkoff.** *1905.* Bot. Cbl. Beih. 18, I. 133. **Reinke.** *1883.* Zitiert nach Theoret. Biologie (1901), S. 236. **Schimper.** *1888.* Bot. Ztg. 46, 65. — *1890.* Flora 73. 207. **Schlössing.** *1874.* Compt. rend. 78, 700. **Schulze.** *1894.* Versuchsstat. 43, 367. — *1902.* Ibid. 56, 97. — *1906.* Landw. Jahrb. 35, 621. **Soave.** *1906.* Annali di bot. 4, 99. (Bot. Cbl. 102, 303.) **Stoklasa.** *1898.* Zeitschr. f. physiol. Chemie 25, 398. **Suzuki.** *1898.* Bot. Cbl. 75, 289. **Treboux.** *1904.* Ber. bot. Ges. 22, 570. **Treub.** *1895.* Annales Buitenzorg 13, 1. — *1905.* Ibid. (2) 4, 86. **Winterstein.** *1901.* Ber. bot. Ges. 19, 326. **Zaleski.** *1900.* Bot. Cbl. 87, 277. — *1901.* Ber. bot. Ges. 19, 331. — *1905.* Ber. bot. Ges. 23, 12.

[**Treub.** *1907.* Nouvelles recherches sur le rôle de l'acide cyanhydrique. Annales Buitenzorg (2) 6, 79; vgl. auch ebenda S. 107. **Zaleski.** *1907.* Aufbau der Eiweißstoffe in den Pflanzen. Ber. bot. Ges. 25, 360.]

Vorlesung 12 u. 13.

Balicka-Iwanowska. *1903.* Bull. Acad. Crac. **Beijerinck.** *1895.* Cbl. Bakt. II, 1, 221. — *1904.* Bot. Cbl. 104, 332 (Ref.). **Bokorny.** *1901.* Bot. Cbl. 85, 293. **Borodin.** *1878.* Bot. Ztg. 36, 801. **Bredig.** *1901.* Anorganische Fermente. Leipzig. — *1902.* Ergebnisse der Physiologie (Spiro-Asher) 1. **Brown,** A. *1900.* Phil. Transactions B. 193, 223. — *1907.* Annals Bot. 21, 79. **Brown** and **Morris.** *1890.* Journal Chem. Soc. Trans. 57, 458. — *1893.* Ibid. 63, 604. **Butkewitsch.** *1900.* Ber. bot. Ges. 18, 185 u. 358. **Chauveaud.** *1897.* Rev. gén. d. bot. 9, 427. **Czapek.** *1897.* Sitzungsber. Wien 106, I, 117. — *1907.* Progressus 1, 419. **Dean.** *1905.* Bot. Gaz. 39, 321; 40, 121. **Duclaux.** *1899.* Traité de Microbiologie II, Diastases. Paris. **Emmerling.** *1901.* Ber. chem. Ges. 34, 3810. **Fabricius.** *1905.* Bot. Cbl. 102, 29. **Fermi** u. **Buscaglioni.** *1899.* Cbl. Bakt. II, 5, 63. **Fischer,** Alfr. *1890.* Jahrb. wiss. Bot. 22, 73. **Fleissig.** *1900.* Physiol. Bedeutung der ölartigen Einschl. in Vaucheria. Diss. Basel. **Frank.** *1866.* Jahrb. wiss. Bot. 5, 161. **Fruwirth** u. **Zielstorff.** *1901.* Versuchsstat. 55, 9. **Genau.** *1901.* Oestr. bot. Ztg. 51, 321.

Gerber. *1896.* Ann. sc. nat. (8), 4. 1. **Godlewski.** *1877.* Flora **60**, 215. — *1879.* Bot. Ztg. **37**, 97. — *1903.* Bull. Acad. Crac., S. 313. **Green.** *1887.* Phil. Transactions B. **178**, 39. — *1890.* Proc. R. Soc. **48**, 370. — *1897.* Phil. Transactions B. **188**, 167. — *1901.* Die Enzyme. Deutsch von Windisch. Berlin. **Griessmayer.** *1897.* Die Proteide der Getreidearten. Heidelberg. **Grübler.** *1881.* Journ. f. prakt. Chem. **131**, 97. **Grüss.** *1897.* Jahrb. wiss. Bot. **30**, 645. **Hansteen.** *1894.* Flora **79**, 419. **Hartig,** Th. *1858.* Bot. Ztg. **16**, 332. **Herissey.** *1903.* Rev. gén. de bot. **15**, 345. — *1905.* Ibid. **17**, 145. **Hildebrand.** *1884.* Lebensverhältnisse der Oxalisarten. Jena. **Hill.** *1898.* Journ. Chem. Soc. Transact. **73**, 634. **Holle.** *1877.* Flora **60**, 113. **Iwanoff.** *1902.* Ber. bot. Ges. **20**, 366 (vgl. Bot. Clb. **95**, 295). **Jacobson.** *1892.* Zeitschr. f. physiol. Chem. **16**, 340. **Kjeldahl.** *1879.* Meddelelser fra Carlsberg Labor. **1**, 121. **Kniep.** *1905.* Flora **94**, 129. **König.** *1882.* Chem. Zusammensetzung d. menschl. Nahrungsmittel. Berlin. **Koernicke.** *1901.* Sitzungsber. Niederrhein. Ges. **Kraus.** *1885.* Abh. naturf. Ges. Halle **16**, 16. **Kosutany.** *1897.* Versuchsstat. **48**, 13. **Leclerc.** *1904.* Rev. gén. de bot. **16**, 341. — *1905.* Ibid. **18**, 5. **Lintner u. Düll.** *1893.* Ber. chem. Ges. **26**, 2533. **Lintner u. Eckhardt.** *1890.* Zit. nach Kochs Jahresber. über Gärungsorganismen. **Linz.** *1896.* Jahrb. wiss. Bot. **29**, 267. **Medicus.** *1803.* Pflanzenphysiol. Abhandl. **2**, 140. **Meyer,** A. *1895.* Die Stärkekörner. Jena. **Miehe.** *1901.* Flora **88**, 105. **Mohr.** *1902.* Cbl. Bakt. II, **8**, 601. **Müller-Thurgau.** *1882.* Landw. Jahrb. **11**, 751. **Nell.** *1905.* Ann. d. Physik (4) **18**, 323. **Neumeister.** *1894.* Zeitschr. f. Biol. **30**, 447. **Newcombe.** *[1889] 1899.* Annals Bot. **13**, 49. **Niklewski.** *1905.* Bot. Cbl. Beih. **19** I, 68. **Ostwald.** *1902.* Verhandl. d. Ges. deutscher Naturforscher zu Hamburg 1901, Leipzig 1902. **Pfeffer.** *1872.* Jahrb. wiss. Bot. **8**, 485. — *1873.* Monatsber. Berl. Akad. — *1892.* Stud. zur Energetik, Abh. Sächs. Ges. **18**, 275. **Pollak.** *1904.* Bot. Cbl. **98**, 578. **Posternak.** *1903.* Compt. rend. **137**, 202. — *1905.* Ibid. **140**, 322. **Prianischnikow.** *1904.* Ber. bot. Ges. **22**, 35. **Pringsheim,** E. *1906.* Jahrb. wiss. Bot. **43**, 89. **Puriewitsch.** *1897.* Jahrb. wiss. Bot. **31**, 1. **Ramann,** E. *1898.* Zeitschr. f. Forst- und Jagdwesen, Ref. Bot. Ztg. **56**, 231. **Van Rijn.** *1900.* Die Glykoside. Berlin. **Sachs.** *1859.* Bot. Ztg. **17**, 177. — *1862.* Ibid. **20**, 145. **Schellenberg.** *1905.* Ber. bot. Ges. **23**, 36. **Schimper.** *1885.* Bot. Ztg. **43**, 756. **Schleichert.** *1893.* Nova acta acad. Leopold. **62**, 1. **Schmiedeberg.** *1877.* Zeitschr. f. physiol. Chem. **1**, 205. **Schmidt.** *1891.* Flora **74**, 300. **Schulze,** E. *1882.* Versuchsstat. **27**, 357. — *1890/92.* Zeitschr. f. physiol. Chemie **14**, 227; **16**, 387. — *1898.* Ibid. **24**, 18; **30**, 241. — *1899.* Ibid. **27**, 267. — *1904.* Versuchsstat. **59**, 331. — *1906.* Landw. Jahrb. **25**, 621. **Shorey.** *1897* Zit. nach Revue gén. de botan. 1902; **14**, 283. **Sigmund.** *1890—92.* Zit. nach Green 1901. **Strasburger.** *1891.* Bau u. Verrichtung der Leitungsbahnen. Jena. **Tschirch.** *1900.* Ber. D. pharm. Ges. **10**, 214. **Vines.** *1905.* Annals Bot. **19**, 171. — *1906.* Ibid. **20**, 113. **De Vries.** *1885.* Bot. Ztg. **43**, 1. **Wächter.** *1905.* Jahrb. wiss. Bot. **41**, 165. **Wehmer.** *1892.* Landw. Jahrb. **21**, 513. **Weyl.** *1877.* Zeitschr. f. physiol. Chemie **1**, 72. **Wilfarth, Römer u. Wimmer.** *1906.* Versuchsstat. **63**, 1. **Wurtz.** *1879.* Compt. rend. **89**, 425. **Zaleski.** *1902.* Ber. bot. Ges. **20**, 426.

[**Zaleski.** *1907.* Autolytische Ammoniakbildung in den Pflanzen. Ber. bot. Ges. **25**, 357. **Pantanelli.** *1906* u. *1907.* Arbeiten über Enzyme in Rendiconti accad. d. Lincei **15**, 377 u. 587 und in Annali di botanica **5**, 355 und früher.]

Vorlesung 14.

Artari. *1899.* Bull. naturalistes de Moscou No. 1. — *1904.* Jahrb. wiss. Bot. **40**, 593. **De Bary.** *1884.* Vgl. Morph. u. Biol. d. Pilze. Leipzig. **Beijerinck.** *1890.* Bot. Ztg. **48**, 766. — *1891.* Ibid. **49**, 705. — *1893.* Cbl. Bakt. **14**, 834. — *1901.* Archives néerland. (2), **6**, 212. — *1903.* Cbl. Bakt. II, **10**, 33. — *1904.* Rec. trav. bot. néerland. 1, 14. **Bonnier.** *1893.* Zit. bei Griffon, Annales sc. nat. (8) **10**, 68. **Buchner.** *1892.* Ber. chem. Ges. 1161 (zit. nach Pfeffer 1895). **Büsgen.** *1883.* Bot. Ztg. **41**, 569. — *1888.* Ber. bot. Ges. **6**, LV. **Clautriau.** *1895.* Acad. de Belgique, Cl. d. sc. (Kochs Jahresbericht **6**, 51). — *1900.* Mém. couronn. Acad. Belgique in 8° **59**. **Correns.** *1889.* Ber. bot. Ges. **7**, 265. **Czapek.** *1899.* Zeitschr. f. physiol. Chemie **27**, 141; Ber. bot. Ges. **17**, 166. — *1902.* Beitr. z. chem. Phys. u. Path. **1**, 538; **2**, 557; **3**, 47. **Darwin,** Ch. *1876.* Insektenfressende Pflanzen (deutsch v. Carus). Stuttgart. **Duclaux.** *1885.* Compt. rend. Soc. biol. — *1889.* Ann. Inst. Pasteur **3**, 97 u. 413. **Fenner.** *1904.* Flora **93**, 335. **Fischer,** Alfr. *1897.* Vorlesungen über Bakterien. Jena. — *1903.* Dasselbe 2. Aufl. Jena. **Goebel.** *1891—93.* Pflanzenbiol. Schilderungen. Marburg. **Heinricher.** *1897 ff.* Jahrb. wiss. Bot. **31**, 77; **32**, 389; **36**, 665; **37**, 264. **Heinze.** *1904.* Cbl. Bakt. II, **12**, 43 (vgl. auch **14**, 9). **Iter** [illegible] *4.* Cbl. Bakt. II, **11**, 689. **Jensen,** Hj. *1898.* Cbl. Bakt. II, **4**, 401. **J**[illegible] Cbl. Bakt. II, **14**, 257. **Jost.** *1895.* Jahrb. wiss. Bot. **27**, 403. **Kaserer.**

1906. Cbl. Bakt. II, **16**, 681. **Katz.** *1898.* Jahrb. wiss. Bot. **31**, 599. **Koch,** L. *1888.* Jahrb. wiss. Bot. **20**, 1. **Koch** u. **Hosaeus.** *1894.* Cbl. Bakt. I, **16**, 145. **Kohn.** *1906.* Cbl. Bakt. II, **15**, 690; **17**, 446. **Laborde.** *1897.* Annales Inst. Past. **11**, 1. **Laurent.** *1889.* Annales Inst. Past. **3**, 368. — *1890.* Kochs Jahresbericht über Gärungsorg. **1**, 54. — *1903.* Revue gén. bot. **16**, 14. **Lefèvre.** *1906.* Revue gén. bot. **18**, 145. **Linossier.** *1890.* Zit. nach Lafar, Mykologie I, S. 428. **Meissner,** Curt. *1902.* Akkomodationsfähigkeit d. Schimmelpilze. Diss. Leipzig. **Meissner,** R. *1900.* Cbl. Bakt. II, **6**. **Meyer,** A. *1904.* Bot. Ztg. **62**, 113. **Miehe.** *1907.* Die Selbsterhitzung des Heus. Jena. **Molisch.** *1893.* Sitzungsber. Wien **102**, 423. **Nägeli.** *1879.* Ernährung d. nied. Pilze. Bot. Mitt. **3**, 395. — *1882.* Unters. über nied. Pilze. München u. Leipzig. **Nikitinski.** *1902.* Jahrb. wiss. Bot. **37**, 365. **Pampaloni.** *1905.* Annali bot. **2**, 231. **Pasteur.** *1858—60.* Compt. rend. **46**, 617; **51**, 298. — *1860.* Annales chim. et phys. (3) **58**, 323. — *1862.* Ibid. **64**, 106. **Pfeffer.** *1895.* Jahrb. wiss. Bot. **28**, 205. — *1896.* Ber. Sächs. Ges. Wiss. (math.-phys. Kl.) 513. **Peirce.** *1894.* Annals Bot. **8**, 53. **Raciborski.** *1906.* Bull. Acad. Cracov. 733. **Rahn.** *1906.* Cbl. Bakt. II, **16**, 38. **Raulin.** *1869.* Ann. sc. nat. (5), **11**, 91. **Reinitzer.** *1900.* Bot. Ztg. **58**, 59. **Reinke.** *1883.* Unters. aus d. bot. Labor. Göttingen **3**, 13. **Shibata.** *1904.* Beitr. chem. Phys. u. Path. **5**, 384. **Sperlich.** *1902.* Bot. Cbl. Beih. **11**, 437. **Thiele.** *1896.* Temperaturgrenzen der Schimmelpilze. Diss. Lpzg. (vgl. Pfeffer, Phys. **1**, 373). **Vines.** *1897/1902.* Annals Bot. **11**, 563; **12**, 545; **15**, 563; **16**, 1. — *1906.* Ibid. **19**, 171 (**18**, 289). **Wehmer.** *1895.* Beitr. z. Kenntnis einh. Pilze, Jena Heft II, S. 86 (Kochs Jahresber. 1895). **Went.** *1901.* Jahrb. wiss. Bot. **36**, 611 (auch im Cbl. Bakt. II, **8**, 544). **Winogradsky.** *1899.* Cbl. Bakt. II, **5**, 342. **Wortmann.** *1882.* Zeitschr. f. physiol. Chemie **6**, 287. **Zumstein.** *1899.* Jahrb. wiss. Bot. **34**, 149.

Vorlesung 15.

Albert. *1901.* vide Vorl. 16. **Amar.** *1902.* Ann. sc. nat. (8) **19**, 195. **Aubert.** *1892.* Revue gén. bot. **4**, 203. **Bach** und **Chodat.** *1903.* Biochem. Cbl. **1**, 417, vgl. auch Bot. Cbl. **96**, 452; Bot. Ztg. **63**, II, 141. **Barnes.** *1905.* Bot. Gaz. **39**, 81. **De Bary.** *1886.* Bot. Ztg. **44**, 377. **Benecke.** *1903.* Bot. Ztg. **61**, 79. — *1907.* Bot. Ztg. **65**, II, 73. **Bernard,** Cl. *1878.* Leçons sur l. phénom. de la vie. Paris **1**, 278. **Bertel.** *1902.* Ber. bot. Ges. **20**, 454. **Blackmann.** *1895.* Transactions Phil. Soc. B. **186**, 502. — *1905.* Annals Bot. **19**, 281. **Bonnier** et **Mangin.** *1884.* Ann. sc. nat. (6) **19**, 217. — *1886.* Ann. sc. nat. (7) **3**, 5. **Brefeld.** *1876.* Landw. Jahrb. **5**, 327. **Buchner.** *1903.* Die Zymasegärung. München. **Butkewitsch.** *1902.* Jahrb. wiss. Bot. **38**, 147. **Celakowski.** *1892.* Flora **76**, 194. **Clausen.** *1890.* Landw. Jahrb. **19**, 893. **Czapek.** *1906.* Jahrb. wiss. Bot. **43**, 361. — *1907.* Progressus **1**, 420. **Detmer.** *1880.* Phys. d. Keimung. Jena. — *1883.* Lehrb. d. Pflanzenphysiologie. Breslau. **Diakonow.** *1886.* Ber. bot. Ges. **4**, 2. **Dude.** *1903.* Flora **92**, 205. **Elfving.** *1886.* Oefversigt Finsk. Vet. Soc. Förh. **28**. **Ewart.** *1896.* Journ. Lin. Soc. **31**, 408. **Garreau.** *1851. (1852.)* Ann. sc. nat. (3) **15**, 1. **Gerber.** *1900.* Congr. internat. de bot. Paris. Compt. rend. S. 55. **Godlewski.** *1904.* Bull. Acad. Crac. S. 115. **Jacobi.** *1899.* Flora **86**, 289. **Johannsen.** *1885.* Unters. Tübingen **1**, 686. — *1896.* Bot. Cbl. **68**, 337. **Jumelle.** *1892.* Revue gén. bot. **4**, 269. **Kolkwitz.** *1899.* Jahrb. wiss. Bot. **33**, 128. — *1901.* Ber. bot. Ges. **19**, 285. (Blätter f. Gerstenbau etc. 1901.) **Kosinski.** *1901.* Jahrb. wiss. Bot. **37**, 137. **Kostytchew.** *1904.* Jahrb. wiss. Bot. **40**, 563. **Krasnosselski.** *1905.* Ber. bot. Ges. **23**, 142. **Kraus,** G. *1886.* Abh. Naturf. Ges. Halle **16**. **Kunstmann.** *1895.* Verh. zwischen Pilzernte u. verbr. Nahrung. Diss. Leipzig. **Laskowsky.** *1874.* Versuchsstat. **17**, 219. **Lechartier** et **Bellamy.** *1874.* Compt. rend. **79**, 1006. **Leschtsch.** *1904.* Cbl. Bakt. II, **13**, 22. **Lewin.** *1905.* Ber. bot. Ges. **23**, 100. **Liebig.** *1862.* Die Chemie in Anwendung auf Agrikultur u. Physiologie, 7. Aufl. Braunschweig. **1**, 29. **Maige.** *1906.* Compt. rend. **142**, 104. **Maximow.** *1902.* Cbl. Bakt. II, **9**, 193. — *1904.* Ber. bot. Ges. **22**, 225. **Mayer,** Ad. *1875—87.* Versuchsstat. **18**, 410; **21**, 277; **30**, 217; **34**, 127. — *1879.* Versuchsstat. **23**, 335. **Mazé.** *1900.* Annales Instit. Pasteur **14**, 350. — *1904.* Annales Instit. Pasteur **18**, 553. **Morkowin.** *1899.* Revue gén. bot. **11**, 289. **Ono.** *1900.* Journ. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo **13**, 1, 141. **Palladin.** *1904.* Cbl. Bakt. II, **11**, 146. — *1905.* Ber. bot. Ges. **23**, 240. **Petrachevsky.** *1904.* Ber. bot. Ges. **22**, 322. **Pfeffer.** *1885.* Unters. Tübingen **1**, 636. — *1889.* Abh. math.-phys. Kl. Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss. **15**, 449. — *1895.* Jahrb. wiss. Bot. **28**, 257. **Pflüger.** *1875.* Archiv f. Physiol. **10**, 251. **Puriewitsch.** *1900.* Jahrb. wiss. Bot. **35**, 573. **Raciborski.** *1905.* Bull. Acad. Crac. 668. **Reinhardt.** *1892.* Jahrb. wiss. Bot. **23**, 517. **Richards.** *1896.* Annals Bot. **10**, 531. **Rischavi.** *1876.* Versuchsstat. **19**, 321. **Sachs.** *1865.* Experimentalphysiologie. Leipzig. **Saussure.** *1804.* Chem. Unters. über die Vege-

tation, deutsch v. Wieler. (Ostw. Klassiker **15** u. **16.**) Leipzig 1890. **Schulze** u. **Castoro.** *1906.* Zeitschr. physiol. Chemie **48**, 396. — Ebenda **50**, 508. **Smirnoff.** *1903.* Rev. gén. bot. **15**, 26. **Stich.** *1891.* Flora **74**, 1. **Stoklasa.** *1903.* Beitr. z. chem. Phys. u. Path. **3**, 473. **Warburg.** *1886.* Unters. Tübingen **2**, 53. **Wehmer.** *1891.* Bot. Ztg. **49**. 233. (Autorref. Bot. Cbl. 1894, **57**, 104.) — *1892.* Bot. Cbl. **51**. 337 (Ref.). — *1894.* Beitr. z. Kenntn. einh. Pilze **1**. — *1897.* Cbl. Bakt. II, **3**, 102. — *1906.* Ber. bot. Ges. **24**, 381. **Wiesner.** *1905.* Jan Ingen Housz. Wien. **Zalenski.** *1902.* Bot. Cbl. **95**, 251. **Ziegenbein.** *1893.* Jahrb. wiss. Bot. **25**, 563. [**Schröder.** *1907.* Einfluß des Cyankaliums auf die Atmung etc. Jahrb. wiss. Bot. **44**, 409.]

Vorlesung 16.

Albert. *1901.* Cbl. Bakt. II, **7**, 473. **Banning.** *1902.* Cbl. Bakt. II, **8**, 395. **Behrens.** *1902.* Cbl. Bakt. II, **8**, 114. **Beijerinck.** *1894.* Archives néerlandaises **29**, 1. — *1899.* Arch. néerl. (2) **2**. (Cbl. Bakt. 1900, II, **6**, 341.) — *1901.* Cbl. Bakt. II, **7**, 33. **Benecke.** *1905.* Bot. Ztg. **63**, 227. **Buchner,** E. *1897.* Alkoholische Gärung ohne Hefezellen (Ber. chem. Ges. **30**, 117). **Buchner** u. **Meisenheimer.** *1903.* Ber. chem. Ges. **36**, 634. — *1905.* Ber. chem. Ges. **38**, 620. **Buchner,** E. u. H. u. **Hahn.** *1903.* Die Zymasegärung. München, Berlin. **Chudiakow.** *1896.* Zur Lehre von d. Anaerobiose. Ref. von Rothert Cbl. Bakt. 1898, II, **4**, 389. **Van Delden.** *1903.* Cbl. Bakt. II, **11**, 81. **Duclaux.** *1900.* Traité de microbiologie **3**, 308. Paris. **Ehrlich.** *1906.* Biochemische Zeitschr. **2**, 52. **Fischer** E. *1898.* Zeitschr. f. physiol. Chem. **26**, 60—87. **Giltay** u. **Aberson.** *1894.* Jahrb. wiss. Bot. **26**, 543. **Godlewski** u. **Polzeniusz.** *1901.* Bull. Acad. de Cracovie. **Hansen.** *1888.* Rech. s. la phys. et la morphologie des ferments alcooliques. VII. Action des ferments alcool. sur les diverses espèces de sucre (Meddel. f. Carlsberg Laborat. **2**, Heft 5). **Henneberg.** *1898.* Kochs Jahresbericht **9**, 249 u. 251. **Hoyer** [*1858*] *1898.* Ref. in Kochs Jahresbericht **9**, 242. **Iterson.** *1904.* Cbl. Bakt. II, **12**, 106. **Jensen.** *1898* u. *1899.* Cbl. Bakt. II, **4**, 401; **5**, 716. **Knecht.** *1901.* Cbl. Bakt. II, **7**, 165. **Kostytchew.** *1904a.* Cbl. Bakt. II, **13**, 490. **Laborde.** *1899.* Compt. rend. **129**, 344. (Kochs Jahresbericht S. 98.) **Maassen.** *1901.* Arb. Kais. Ges.-Amt **18**, 1. **Mazé.** *1904.* Annales Instit. Pasteur **18**, 534. **Omelianski.** *1902.* Cbl. Bakt. II, **8**, 193. — *1904a.* Cbl. Bakt. II, **11**, 369. — *1904.* Cbl. Bakt. II, **11**, 177. **Pasteur.** *1859.* Annales de chim. et de phys. (3) **58**, 347. — *1861.* Compt. rend. **52**, 344. — *1863.* Ibid. **56**, 416 u. 734. **Pringsheim,** H. *1907.* Biochem. Zeitschr. **3**, 121. **Stoklasa.** *1904.* Cbl. Bakt. II, **13**, 86. **Traube,** E. *1858.* Theorie der Fermentwirkungen. Berlin. **Udranszki.** *1889.* Zeitschr. f. phys. Chem. **13**, 539. **Wehmer.** *1906.* Cbl. Bakt. II, **15**, 8 (vgl. auch **14**, 556). **Weinland.** *1901.* Zeitschr. f. Biologie **24**, 55. Die Angabe (S. 254), es handle sich um Propionsäure ist irrig; vielmehr ist Valeriansäure u. Kapronsäure nachgewiesen, vgl. auch Weinland 1904, Zeitschr. f. Biologie **27**, 113. **Winogradsky.** *1895.* (S. 255). Compt. rend. **121**, 742. — *1895.* (S. 250.) Archives sc. biolog. Petersbourg **3**. — *1902.* Cbl. Bakt. II, **9**, 43. **Wohl.** *1907.* Biochem. Zeitschr. **5**, 45. **Wortmann.** *1892.* Landw. Jahrb. **21**, 901. — *1898.* Landw. Jahrb. **27**, 631. — *1902.* Weinbau u. Weinhandel. **Wund.** *1906.* Diss. Marburg.

Vorlesung 17.

Baumann. *1888.* Landw. Versuchsstat. **35**, 217. **Beijerinck.** *1903.* Cbl. Bakt. II, **11**, 593. **Boullanger** et **Massol.** *1903, 1904.* Annales Instit. Pasteur **17**, 492, **18**, 180. **Engelmann,** Th. W. *1888.* Pflügers Archiv **42**, 183. **Frankland,** G. and P. *1889.* Zeitschr. f. Hygiene **6**, 373. — *1890.* Phil. Transactions B. **181**, 107. **Godlewski.** *1895.* Anzeiger d. Akad. Krakau. **Heraeus.** *1886.* Zeitschr. f. Hygiene **1**, 193. **Hinze.** *1903.* Ber. bot. Ges. **21**, 309. **Hoppe-Seyler.** *1886.* Zeitschr. f. physiol. Chem. **10**, 201. **Hüppe.** *[1886] 1887.* Biol. Cbl. **7**, 701. — *1906.* Congreß, internat. bot. Wien 1905; Ergebnisse, S. 192. **Kaserer.** *1905.* Cbl. Bakt. II, **15**, 573. — *1906.* Cbl. Bakt. II, **16**, 681 u. 769. **Löhnis.** *1904.* Cbl. Bakt. II, **11**, 701. **Molisch.** *1892.* Die Pflanze und ihre Beziehungen zum Eisen. Jena. — *1903.* Bot. Ztg. **61**, 57. — *1907.* Die Purpurbakterien. Jena. **Nabokich** u. **Lebedeff.** *1906.* Cbl. Bakt. II, **17**, 350. **Nathansohn.** *1902.* Mitt. d. zoolog. Station Neapel **15**, 655. **Niklewski.** *1907.* Bull. Acad. Cracov. Dez. 1906. **Omelianski.** *1899.* Cbl. Bakt. II, **5**, 473. — *1902.* Cbl. Bakt. II, **9**, 63. — *1905.* Cbl. Bakt. II, **14**, 769. **Schlössing** u. **Muntz.** *1877—79.* Compt. rend. Paris **84**, 301; **85**, 1018; **86**, 892; **89**, 891, 1074. **Söhngen.** *1906.* Cbl. Bakt. II, **15**, 513 (Archives néerl. **11**, 307). **Thomsen.** *1907.* Ber. bot. Ges. **25**, 16. **Warington.** *1888.* Cbl. Bakt. **6**, 498. **Winogradsky.** *1887.* Bot. Ztg. **45**, 493. — *1888.* (S. 264.) Bot. Ztg. **46**, 261. — *1888* (S. 262). Beitr. z. Morphologie und Physio-

logie der Bakterien I: Schwefelbakterien. Leipzig. — *1890—91.* Recherches sur les organismes de la nitrification. Annales Institut Pasteur. *1890*: Mitt. I: **4**, 213—231; Mitt. II **4**, 257—275; Mitt. III: **4**. 760—771; 1891: Mitt. IV: **5**, 92—100; Mitt. V: **5**, 577—616. — *1892.* Contrib. à la morphologie des organismes de la nitrification (Archives d. sc. biolog. St. Petersbourg **1**). **Winogradsky u. Omelianski.** *1899.* Cbl. Bakt. II, **5**, 329. **Wille.** *1902.* Biol. Cbl. **22**, 257.

Vorlesung 18.

Aeby. [*1906*] *1896.* Versuchsstat. **46**, 409. **Artari.** *1899.* Bull. des naturalistes de Moscou No. 1. **De Bary.** *1865.* Morphologie und Physiologie der Pilze etc. Leipzig. — *1879.* Die Erscheinung der Symbiose. Straßburg. **Beijerinck.** *1888.* Bot. Ztg. **46**, 725. — *1890.* Bot. Ztg. **48**, 725. — *1901.* Cbl. Bakt. II, **7**, 561. — *1907.* Bot. Cbl. **104**, 90. **Benecke.** *1907.* Ber. bot. Ges. **25**, 1. **Bernard,** N. *1904.* Revue gén. bot. **16**, 405. — *1905.* Compt. rend. **140**, 1272. **Berthelot.** *1892.* Compt. rend. **115**, 569 u. a. a. Orten. **Boussingault.** *1860.* Agronomie **1**, 65. **Bunge** (S. 271 fälschlich Bunce). *1889.* Lehrbuch d. physiol. und pathol. Chemie, 2. Aufl. S. 21. Leipzig. **Czapek.** *1902.* Beitr. z. chem. Phys. u. Pathologie **2**, 559. **Frank.** *1887—88.* Ber. bot. Ges. **5**, 395; **6**, 248. — *1888.* Landw. Jahrb. **17**, 441. (Die Ernährung der Pflanzen mit Stickstoff. Berlin.) — *1890.* Landw. Jahrb. **19**, 523. (Die Pilzsymbiose der Leguminosen. Berlin.) **Fischer,** Alfr. *1903.* Vorlesungen über Bakterien. 2. Aufl. Jena. **Gallaud.** *1906.* Revue gén. bot. **17**, 5. **Gerlach u. Vogel.** *1902.* Cbl. Bakt. II. **8**, 669. **Haselhoff u. Bredemann.** *1906.* Landw. Jahrb. **35**, 381. **Hellriegel u. Wilfarth.** *1888.* Unters. über die Stickstoffnahrung der Gramineen und Leguminosen (Beil. zur Zeitschr. d. Vereins für die Rübenzuckerindustrie). Berlin. **Hiltner.** *1900.* Cbl. Bakt. II, **6**, 273. **Kamienski.** *1881.* Bot. Ztg. **39**, 457. **Keutner.** *1904.* Wiss. Meeresunters. (N. F.) **8**. Kiel. **Koch,** A. *1902.* Verhandl. Naturf. Ges. Karlsbad. Allg. Teil. **Kossowitsch.** *1894.* Bot. Ztg. **52**, 97. **Kühn,** J. *1901.* Fühlings landw. Ztg. **1**, 2. Ref. Cbl. Bakt. II, **7**, 601. **Löhnis.** *1905.* Cbl. Bakt. II, **14**, 582. **Magnus,** W. *1900.* Jahrb. wiss. Bot. **35**, 205. **Mazé.** *1897.* Annales de l'institut Pasteur **11**. 44; **12**, 1. **Möller.** *1902.* Ref. Bot. Ztg. **60**, II, 201. — *1903.* Ebenda **61**, II, 329. — *1906.* Ber. bot. Ges. **24**, 230. **Müller.** *1903.* Zit. nach Möller 1906. **Nikitinski.** *1904.* Jahrb. wiss. Bot. **40**, 1. **Nobbe.** *1899.* Versuchsstat. **51**, 241. **Nobbe u. Hiltner.** *1899a.* Versuchsstat. **51**, 241. — *1899b.* Versuchsstat. **52**, 455. — *1904.* Bot. Cbl. **96**, 486. **Pfeiffer u. Franke.** *1897.* Versuchsstat. **48**, 455. **Prazmowski.** *1890—91.* Versuchsstat. **37**, 161; **38**, 5. **Pringsheim,** H. *1906.* Cbl. Bakt. II, **16**, 795. **Puriewitsch.** *1895.* Ber. bot. Ges. **13**, 342. **Reinke.** *1894.* Jahrb. wiss. Bot. **26**, 524. **Saida.** *1901.* Ber. bot. Ges. **19**, 107. **Schlicht.** *1889.* Landw. Jahrb. **18**, 477. **Schlössing u. Laurent.** *1890.* Compt. rend. **111**, 750; vgl. auch Annales de l'Institut Pasteur **6**, 65; **6**, 824 (Koch Jahresber. 1890—92). **Schultz-Lupitz.** *1881.* Landw. Jahrb. **10**, 777. **Schwendener.** *1869.* Alpentypen der Flechtengonidien. Basel. **Shibata.** *1902.* Jahrb. wiss. Bot. **37**, 643. **Stahl.** *1900.* Jahrb. wiss. Bot. **34**, 539. **Stutzer.** *1901.* Cbl. Bakt. II, **7**, 897. **Ternetz.** *1904.* Ber. bot. Ges. **22**, 267. **Vogel.** *1906.* Cbl. Bakt. II, **15**, 33. **Ward.** *1899.* Annals Bot. **13**, 52. **Warmbold.** *1906.* Landw. Jahrb. **35**, 1. **Winogradsky.** *1895.* Archives des sc. biologiques St. Petersbourg **3**. — *1902.* Cbl. Bakt. II, **9**, 43.

Vorlesung 19.

Beijerinck. *1890.* Mededel. Akad. Amsterdam. Natuurk. II, **7**. **Biedermann,** W. *1895.* Elektrophysiologie. Jena. **Bonnier.** *1893.* Ann. sc. nat. (7), **18**, 1. **Burdon-Sanderson.** *1888.* Phil. Transactions **179**, 417. **Cohn.** *1893.* Ber. bot. Ges. **11** (66). **Delpino.** *1870.* Vgl. Hildebrand. Bot. Ztg. **28**, 590. **Dutrochet.** *1840.* Ann. sc. nat. (2), **13**, 5. **Eriksson.** *1881.* Unters. Tübingen **1**, 105. **Fitting.** *1906.* Ergebnisse der Physiologie **5**, 200. **Garreau.** *1851.* Ann. sc. nat. (3), **16**, 250. **Haacke.** *1892.* Flora **75**, 455. **Knoch.** *1899.* Bibliotheca botanica, Heft 47. **Kraus.** *1894/5.* Abhandl. d. naturf. Ges. Halle **16**, 35 u. 257. — *1896.* Annales Buitenzorg **13**, 217. **Kunkel,** A. *1878.* Arb. Würzburg **2**, 1. **Miehe.** *1907.* Die Selbsterhitzung des Heus. Jena. **Molisch.** *1904.* Leuchtende Pflanzen. Jena. **Munk.** *1876.* Arch. f. Anat. u. Phys., S. 30. **Pfeffer.** *1892.* Energetik (Abh. Kgl. Ges. Leipzig **18**). **Richards.** *1896.* Annals Bot. **10**, 531.

Vorlesung 20.

Askenasy. *1890.* Ber. bot. Ges. **8**, 61. **Beer.** *1906.* Bot. Cbl. Beih. **19**, I, 288. **Berthold.** *1886.* Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig. **Bohlin,** K. *1897.* Bihang svenska Vet. Akad. Handl. **23**. **Copeland.** *1896.* Einfluß der Tem-

peratur und des Lichtes auf den Turgor. Diss. Halle. **Correns.** *1889.* Flora 72, 298. — *1891.* Jahrb. wiss. Bot. **23**, 254. — *1894.* Ibid. **26**, 587. — *1898.* Bot. Ztg. **56**, II, 221. **Driesch.** *1901.* Die organischen Regulationen. Leipzig. — *1906.* Ergebnisse der Physiologie 5, 1. **Errera.** *1886.* Bot. Cbl. **34**, 395. **Fitting.** *1900.* Bot. Ztg. 58, 107. **Gerassimoff.** *1899.* Bullet. soc. d. Naturalist. d. Moscou, S. 220. — *1901.* Ibid., S. 185. **Haberlandt.** *1887.* Funktion u. Lage des Zellkernes. Jena. — *1889.* Oestr. Botan. Ztg. (Nr. 3). **Hirn.** *1900.* Monographie u. Ikonographie der Oedogoniaceen. Acta Soc. scient. Fenn. 27. **Hofmeister.** *1867.* Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig. **Kolkwitz.** *1896.* Fünfstücks Beitr. z. wiss. Bot. 1, 246. **Krabbe.** *1887.* Jahrb. wiss. Bot. 18, 346. **Kraskovits.** *1905.* Sitzungsber. Wien **104**, I, 237. **Küster.** *1907.* Flora **97**, 1. **Lepeschkin.** *1907.* Bot. Cbl. Beih. 21, I, 60. **Meyer, Arthur.** *1881.* Bot. Ztg. **39**, 841. — *1895.* Untersuchungen über die Stärkekörner. Jena. **Müller.** *1890.* Entstehung von Kalkoxalatkristallen in Zellmembranen. Diss. Leipzig. **Nägeli.** *1858.* Pflanzenphys. Unters. 2. Die Stärkekörner, S. 281. **Noll.** *1887.* Abh. d. Senckenbergischen Gesellsch. 15, 101. — *1895.* Flora 81, 65. **Palla.** *1906.* Ber. bot. Ges. **24**, 408. **Pfeffer.** *1892.* Abh. math.-phys. Kl. K. Sächs. Ges. d. Wiss. 18. — *1893.* Druck und Arbeitsleistung. Ibid. **20**. **Reinhardt.** *1892.* Jahrb. wiss. Bot. **23**, 479. — *1899.* Festschr. f. Schwendener. Berlin. **Sachs.** *1878/9.* Arb. Würzburg **2**, 46 u. 185. — *1880.* Stoff und Form der Pflanzenorgane. Ibid. **3**, 452. (Ges. Abh. **2**, 115.) **Schimper.** *1881.* Bot. Ztg. **39**, 185. **Schmitz.** *1880.* Verhandl. naturw. Verein d. Rheinlande, **36**. **Strasburger.** *1882.* Ueber den Bau u. das Wachstum der Zellhäute, S. 189. Jena. — *1888.* Kern- u. Zellteilung im Pflanzenreich. Jena. — *1889.* Histol. Beitr., Heft 2. Jena. — *1898.* Jahrb. wiss. Bot. **31**, 511. — *1907.* Flora **97**, 123. **Townsend.** *1897.* Jahrb. wiss. Bot. **30**, 484. **Traube.** *1867.* Arch. f. Anat. u. Phys., S. 87. **Wiesner.** *1886.* Sitzungsber. Wien, **93**. — *1892.* Die Elementarstruktur und das Wachstum der leb. Substanz. Wien. **Wildeman.** *1893.* Mém. couron. par l'acad. Belg. in 4° **53**. **Wisselingh.** *1904.* Botanisch Jaarboek **13**. **Zacharias.** *1888.* Bot. Ztg. **46**, 33. — *1891.* Flora 74, 466. **Zimmermann.** *1893.* Beitr. z. Morph. d. Pflanzenzelle 1, 209.

Vorlesung 21.

Berthold. *1904.* Untersuchungen z. Physiologie der pflanzl. Organisation **2**, I, 145. Leipzig. **Braun, A.** *1831.* Nova acta acad. Leop. **15**, I, 199. **Bravais.** *1837.* Ann. sc. nat. (2), 7, 42. — *1839.* Ibid. **12**, 5. **Correns.** *1899.* Festschr. f. Schwendener. Berlin. **Goebel.** *1880.* Arb. Würzburg 2, 353. — *1884.* Vgl. Entwicklungsgesch. der Pflanzenorgane (Schenks Handb. der Botanik **3**). Breslau. — *1898.* Organographie 1, 61. Jena. **Hansen.** *1881.* Abh. d. Senckenbergischen Ges. **12**. **Hofmeister.** *1868.* Allgem. Morphologie d. Gewächse. Leipzig. **Noll.** *1903.* Biol. Cbl. **23**, 281. **Reinke.** *1899.* Ueber Caulerpa. (Wiss. Meeresunters. Kiel. N. F. 5, 1.) **Sachs, J.** *1878* u. *1879.* Arb. Würzburg 2, 46 u. 185. (Ges. Abhandl. **2**, 1067 u. ff.) — *1882.* Vorl. über Pflanzenphysiologie. Leipzig. S. 939. **Schwendener.** *1878.* Mechan. Theorie der Blattstellungen. Leipzig. **Seckt.** *1901.* Bot. Cbl. Beih. **10**. **Westermaier.** *1881.* Jahrb. wiss. Bot. **12**, 439.

Vorlesung 22.

Askenasy. *1874.* Bot. Ztg. **32**, 237. — *1878.* Verh. naturw. Verein Heidelberg 2, 1. — *1879.* Ibid. 2. — *1890.* Ber. bot. Ges. 8, 61. **Baranetzki.** *1879.* Mém. Acad. Pétersbourg (7), **27**, No. 2. **Berthold.** *1882.* Jahrb. wiss. Bot. **13**, 607. — *1904.* Untersuchungen zur Physiologie d. pflanzl. Organisation **2**, I. Leipzig. **Brefeld.** *1877.* Unters. aus d. Gesamtgebiete der Mykologie **3**, 61. **Büchner.** *1901.* Zuwachsgröße und Wachstumsgeschwindigkeiten bei Pflanzen. Leipzig. **Errera.** *1884.* Bot. Ztg. **42**, 497. **Frank.** *1892.* Lehrbuch der Botanik 1, 376. Leipzig. **Kraus, Gr.** *1895.* Annales Buitenzorg 12, 196. **Miyake.** *1904.* Bot. Cbl. Beih. **16**, 403. **Möller, A.** *1895.* Schimpers bot. Mitt. aus den Tropen 7, 119. Jena. **Pedersen.** *1874.* Arb. Würzburg 1, 569. **Pfeffer.** *1887.* Bot. Ztg. **45**, 29. **Popovici.** *1900.* Bot. Cbl. **81**, 35. **Raciborski.** *1900.* Flora 87, 17. **Reinhardt.** *1892.* Jahrb. wiss. Bot. **23**, 479. **Rimbach.** *1897.* Fünfstücks Beitr. z. wiss. Bot. **2**, 1. **Rothert.** *1894.* Cohns Beitr. z. Biologie **7**, 1. **Sachs.** *1872.* Arb. Würzburg **1**, 99. — *1873.* Ibid. 1, 385. — *1893.* Flora **77**, 49. **Schellenberg.** *1907.* Ber. bot. Ges. **25**, 8. **Sonntag.** *1887.* Jahrb. wiss. Bot. 18, 236. **Stebler.** *1878.* Jahrb. wiss. Bot. **11**, 47. **Ursprung.** *1906.* Ber. bot. Ges. **24**, 498. **De Vries.** *1880.* Landw. Jahrb. **9**, 37. **Went.** *1895.* Annales Buitenzorg **12**, 1. **Wiesner.** *1876.* Flora **59**, 467.

Vorlesung 23.

Albrecht. *1901.* Biol. Cbl. **21**, 97. **Bütschli.** *1901.* Mechanismus und Vita-

lismus. Leipzig. **Claussen,** J. *1901.* Jahrbuch d. hamburg. wiss. Anstalten 18. **Driesch.** *1901.* Die organischen Regulationen. Leipzig. — *1905.* Der Vitalismus als Geschichte und als Lehre. Leipzig. **Hertwig.** *1897.* Mechanik und Biologie. Jena. — *1906.* Allg. Biologie. Jena. **Jost.** *1901.* Bot. Ztg. **59**, 1. **Krabbe.** *1886.* Das gleitende Wachstum. Berlin. **Kraus.** *1881.* Abh. naturforsch. Ges. Halle **15**, 1. **Kuhla.** *1900.* Bot. Ztg. **58**, 29. **Meyer,** A. *1902.* Bot. Ztg. **60**, 139. **Nägeli.** *1860.* Beitr. wiss. Bot. **2**, 46. **Nathansohn.** *1898.* Jahrb. wiss. Bot. **32**, 671. **Noll.** *1903.* Biol. Cbl. **23**, 281. **Pfeffer.** *1893.* Die Reizbarkeit der Pflanzen (Verhandl. d. Gesellsch. deutscher Naturf. u. Aerzte). **Reinke.** *1901.* Einl. in die theoretische Biologie. Berlin. **Schwendener.** [*1879*] *1874.* Das mechanische Prinzip im anat. Bau der Monokotylen. Leipzig. **Strasburger.** *1901.* Jahrb. wiss. Bot. **36**, 493. **De Vries.** *1880.* Landw. Jahrb. **9**, 37. **Wolf,** G. 1902. Mechanismus u. Vitalismus. Leipzig. (2. Aufl. 1905.) **Zimmermann.** *1893.* Beitr. z. Morphol. d. Pflanzenzelle **1**, 209.

Vorlesung 24.

Askenasy. *1876.* Bot. Ztg. **34**, 1. **Behrens.** *1905.* Bericht der landw. Versuchsanstalt Augustenburg für 1905. S. 43. **Berthold.** *1882.* Jahrb. wiss. Bot. **13**, 569. **Bonnier.** *1895.* Revue gén. bot. **7**, 241. **Borodin.** *1868.* Bull. Acad. Pétersbourg **13**, 432. **Brenner.** *1900.* Flora **87**, 23. **Brown** and **Escombe.** *1895.* Proc. R. Soc. **62**, 160. **Burgerstein.** *1900.* Ber. bot. Ges. **18**, 168. **Büsgen.** *1903.* Ber. bot. Ges. **21**, 435. **Catterina.** *1904.* Cbl. Bakt. II, **12**, 353. **Darwin.** F. *1896.* Journ. R. Horticult. Soc. **19** (Bot. Ztg. 1896). **Dyer,** Th. *1899.* Proc. R. Soc. **65**, 362. **Figdor.** *1904.* Ber. bot. Ges. **22**, 286. **Frank.** *1873.* Jahrb. wiss. Bot. **9**, 147. **Gaidukow.** *1903.* Scripta horti Petropolitani **22**, 7. — *1906.* Ber. bot. Ges. **24**, 1. **Goebel.** *1880.* Bot. Ztg. **38**, 794. — *1889.* Flora **72**, 1. — *1895.* Ibid. **80**, 96. — *1896.* Ibid. **82**, 1. **Godlewski.** *1889.* Biol. Cbl. **9**, 481. **Gräntz.** *1898.* Einfl. d. Lichtes auf die Entw. einiger Pilze. Diss. Leipzig. **Heald.** *1898.* Bot. Gaz. **26**, 25. **Heinricher.** *1899.* Ber. bot. Ges. **17**, 308. **Hilbrig.** *1900.* Einfl. supramax. Temp. auf das Wachstum. Diss. Leipzig. **Iltis.** *1903.* Ber. bot. Ges. **21**, 508. **Jost.** *1895.* Jahrb. wiss. Bot. **27**, 403. **Katic.** *1905.* Diss. Halle. **Klebs.** *1893.* Biol. Cbl. **13**, 641. **Kny.** *[1901] 1902.* Jahrb. wiss. Bot. **38**, 421. **Köppen.** *1870.* Wärme und Pflanzenwachstum. Diss. Moskau. **Koernicke.** *1904.* Ber. bot. Ges. **22**, 148, 155. — *1905.* Ibid. **23**, 404. **Kühlborn.** *1904.* Diss. (Göttingen) Dessau. **Laage.** *1907.* Bot. Cbl. Beih. **21**, 76. (Vgl. auch Göbel, ibid., S. 325.) **Leitgeb.** *1876.* Sitzungsber. Wien **74**. — *1886.* Mitt. a. d. bot. Instit. Graz **1**, 123. **Löwenstein.** *1903.* Ber. bot. Ges. **21**, 317. **Meyer,** A. *1906.* Ber. bot. Ges. **24**, 340. **Mez.** *1905.* Flora **94**, 89. **Miehe.** *1907.* Die Selbsterhitzung des Heus. Jena. **Moebius.** *1895.* Biol. Cbl. **15**, 1. **Molisch.** *1897.* Unters. über das Erfrieren der Pflanzen. Jena. **Müller-Thurgau.** *1886.* Landw. Jahrb. **15**, 453. **Němec.** *1904.* Bull. Acad. Bohèm. **9**, 1. — *1906.* Ibid. **11**, 1. **Noll.** *1888.* Arb. Würzburg **3**, 466. — *1900.* Ber. bot. Ges. **18**, 444. **Nordhausen.** *1901.* Jahrb. wiss. Bot. **37**, 12. — *1903.* Ber. bot. Ges. **21**, 30. **Overton.** *1899.* Jahrb. wiss. Bot. **33**, 171. **Palladin.** *1890.* Ber. bot. Ges. **8**, 364. **Popovici.** *1900.* Bot. Cbl. **81**, 33. **Prantl.** *1873.* Arb. Würzb. **1**, 371. **Pringsheim.** *1879.* Jahrb. wiss. Bot. **12**, 288. **Raciborski.** *1900.* Bull. Inst. de Buitenzorg, No. 6. **Reinke.** *1876.* Bot. Ztg. **34**, 143. — *1893.* Sitzungsber. Berlin. S. 527. **Riehm.** *1905.* Zeitschr. f. Naturw. **77**. **Rosenvinge.** *1889.* Revue gén. bot. **1**, 153. **Sachs.** *1862.* Flora **45**, 186. — *1863.* (S. 365) Flora **46**, 499. — *1863.* (S. 373) Bot. Ztg. Beil. — *1864.* (S. 361). Flora **47**, 8. — *1864.* (S. 373). Ibid. **47**, 505. — *1864* (S 374.) Bot. Ztg. **22**, 353. — *1872.* Arb. Würzburg **1**, 99. — *1887.* Ebenda **3**, 371. **Schimper.** *1885.* Jahrb. wiss. Bot. **16**, 1. **Stahl.** *1883.* Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. **16**. — *1884.* Ber. bot. Ges. **2**, 389. — *1885.* Ber. bot. Ges. **3**, 334. **Stameroff.** *1897.* Flora **83**, 135. **Strehl.** *1874.* Längenwachstum der Wurzel u. des hypokotylen Gliedes. Diss. Leipzig. **Treboux.** *[1903] 1905.* Ber. bot. Ges. **23**, 397. **Voechting.** *1878.* Organbildung im Pflanzenreich **1**. Bonn. — *1887.* Bibliotheca botanica, Heft 4. — *1894.* Jahrb. wiss. Bot. **26**, 438. — *1902.* Bot. Ztg. **60**, 87. **Wiesner.** *1873.* Sitzungsber. Wien **67**, I, 9. — *1876.* Einrichtungen zum Schutz des Chlorophylls. Wien. — *1891.* Ber. bot. Ges. **9**, 46. — *1892.* Sitzungsber. Wien **101**, 657. — *1893, 1895, 1900, 1904.* Photometr. Unters. auf pflanzenphys. Gebiete. Sitzungsber. Wien **102** (1893), **104** (1895), **109** (1900), **113** (1904). — *1894.* Ibid. **103**, 401. — *1902.* Biologie der Pflanzen. Wien. **Winkler.** *1900a.* Jahrb. wiss. Bot. **35**, 449. — *1900b.* Ber. bot. Ges. **18**, 297.

[**Wiesner.** *1907.* Der Lichtgenuß der Pflanzen. Leipzig.]

Vorlesung 25.

Andrews. *1902.* Jahrb. wiss. Bot. **38**, 1. **Artari.** *1904.* Jahrb. wiss. Bot. **40**,

593. **Ball.** *1903.* Jahrb. wiss. Bot. **39**, 305. **De Bary.** *1884.* Morphologie u. Biologie d. Pilze. Leipzig. **Benecke, W.** *1903.* Bot. Ztg. **61**, 19. **Beijerinck.** *1882.* Beobachtungen über die ersten Entwicklungsstadien bei Cynipidengallen. Amsterdam. — *1888.* Bot. Ztg. **46**, 1. **Blackman.** *1905.* Annals Bot. **19**, 281. **Bonnier.** *1895.* Annales sc. nat. (7), **20**, 217. **Brenner.** *1900.* Flora **87**, 387. **Brown u. Escombe.** *1902.* Proc. R. Soc. **70**, 397. **Bücher.** *1906.* Jahrb. wiss. Bot. **43**, 271. **Burck.** *1900.* Kon. Akad. van Wetensch. Amsterdam. Proceedings. **Chapin.** *1902.* Flora **91**, 348. **Costantin.** *1883, 1886.* Ann. sc. nat. (6), **16**, 5; (7), **1**, 135. **Eckstein.** *1891.* Pflanzengallen und Gallentiere. Leipzig. **Elfving.** *1880.* Acta Soc. Fennicae **12**. **Ewart.** *1906.* Annals Bot. **20**, 201. **Fischer, A.** *1907.* Ber. bot. Ges. **25**, 108. **Gauchery.** *1899.* Ann. sc. nat. (8), **9**, 61. **Gerassimoff.** *1905.* Flora **94**, 79. **Guttenberg.** *1905.* Beitr. z. physiol. Anatomie der Pilzgallen. Leipzig. **Hartig.** *1901.* Holzunters. Altes u. Neues. Berlin. **Hegler.** *1893.* Cohns Beitr. z. Biologie **6**, 383. **Heinricher.** *1896.* Ber. naturw. Verein Innsbruck **22**. **Hering.** *1904.* Jahrb. wiss. Bot. **40**, 499. **Hofmeister.** *1868.* Allgem. Morphologie d. Gewächse. Leipzig. **Keller.** *1904.* Diss. Kiel. **Kerner.** *1891.* Pflanzenleben. Leipzig u. Wien. **Kny.** *1901.* Jahrb. wiss. Bot. **37**, 55. **Kohl.** *1886.* Die Transpiration. Braunschweig. **Küster.** *1903.* Patholog. Pflanzenanatomie. Jena. **Lengerecken.** *1885.* Bot. Ztg. **43**, 337. **Lothelier.** *1893.* Revue gén. de bot. **5**, 480. **Lüpke.** *1888.* Landw. Jahrb. **17**, 912. **Magnus, W.** *1903.* Ber. bot. Ges. **21**, 129. **Möller.** *1893.* Flora **77**, 254. **Nabokich.** *1901.* Ber. bot. Ges. **19**. 222. — *1902.* Bot. Cbl. Beih. **13**, 272. **Newcombe.** *1894.* Bot. Gaz. **19**, 149. **Nikitinsky.** *1904.* Jahrb. wiss. Bot. **40**, 1. **Noll.** *1900.* Landw. Jahrb. **29**, 361. — *1901.* Sitzungsber. niederrh. Ges. **Oltmanns.** *1891.* Sitzungsber. Berlin. **Peyritsch.** *1882.* Jahrb. wiss. Bot. **13**, 1. **Pfeffer.** *1893.* Druck und Arbeitsleistung. (Abh. Kgl. Ges. Leipzig **20**, 233.) **Porodko.** *1904.* Jahrb. wiss. Bot. **41**, 1. **Pulst.** *1902.* Jahrb. wiss. Bot. **37**, 205. **Rabe.** *1905.* Flora **95**. 253. **Raciborski.** *1896.* Flora **82**, 107. **Rahn.** *1906.* Cbl. Bakt. II, **16**, 417. **Reinhardt.** *1892.* Jahrb. wiss. Bot. **23**, 479, **Richter.** *1894.* Flora **78**, 423. **Schimper.** *1891.* Indo-malayische Strandflora. Jena. **Schöne.** *1906.* Flora **96**, 276. **Schwarz, F.** *1881.* Unters. Tübingen **1**, 53. — *1883.* Ibid. **1**, 135. **Smith.** *1906.* Annals bot. gard. Peradeniya **3**, 303. **Sonntag.** *1904.* Jahrb. wiss. Bot. **39**, 71. **Stahl.** *1894.* Bot. Ztg. **52**, 117. **Tucker u. Seelhorst.** *1898.* Journal f. Landw. (Ref. Biedermanns Jahresber. **28**, 269.) **Ursprung.** *1905.* Bot. Cbl. Beih. **19**, 1, 213. — *1906.* Biol. Cbl. **26**, 257. **Voechting.** *1878.* Die Organbildung **1**. Bonn. — *1902.* Nachrichten Ges. d. Wiss. Göttingen, Heft 5. — **Wiedersheim.** *1902.* Jahrb. wiss. Bot. **38**, 41 (vgl. auch Bot. Ztg. **62**, II, 135.) **Wieler.** *1883.* Unters. Tübingen **1**, 189. — *1901.* Ber. bot. Ges. **19**, 366. **Wiesner.** *1891.* Ber. bot Ges. **9**, 46. — *1895.* Ber. bot. Ges. **13**, 481. — *1896.* Ber. bot. Ges. **14**, 180. **Wildt.** *1906.* Diss. Bonn. **Wortmann.** *1881.* Bot. Ztg. **39**, 368. **Wund.** *1906.* Diss. Marburg.

Vorlesung 26.

Arnoldi. *1900.* Flora **87**, 440. **Berthold.** *1904.* Z. Phys. d. pflanzl. Organisation **2**, 1. Leipzig. **Boirivant.** *1897.* Ann. sc. nat. (8), **6**, 307. **Braun, K.** *1899.* Diss. Erlangen. **Errera.** *1905.* Bull. Soc. bot. Belgique. **42**. 27. **Falkenberg.** *1901.* Die Rhodomelaceen d. Golfs v. Neapel. Berlin. **Figdor.** *1906.* Ber. bot. Ges. **24**, 13. -- *1907.* Jahrb. wiss. Bot. **44**, 41. **Goebel.** *1880.* Bot. Ztg. **38**, 753. — *1884.* Die gegenseit. Bez. d. Pflanzenorgane. Berlin. — *1893* u. *95.* Flora **77**, 38 u. **81**, 195. — *1902.* Biol. Cbl. **22**, 385. — *1905.* Flora **95**, 384. **Haberlandt.** *1902.* Sitzungsber. Wien **111**. **Hildebrand.** *1888.* Lebensverhältnisse d. Oxalisarten. Jena. — *1898.* Die Gattung Cyclamen. Jena. **Hofmeister.** *1868.* Allg. Morphologie. Leipzig. **Jost.** *1891.* Bot. Ztg. **49**, 485. — *1893.* Bot. Ztg. **51**, 89. — *1899—1902.* Bot. Ztg. **57**, 193; **60**, 21; **60**, II, 225. – *1907.* Bot. Ztg. **65**, 77. **Klebs.** *1888.* Unters. Tübingen **2**, 489. — *1903.* Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena. — *1904.* Biol. Cbl. **24**, 257. — *1905.* Jahrb. wiss. Bot. **42**, 155. **Kny.** *1904.* Naturw. Wochenschr. (N. F.) **3**, 369. **Leisering.** *1902a.* Flora **90**, 378. — *1902b.* Jahrb. wiss. Bot. **37**, 421. – *1902c.* Ber. bot. Ges. **20**, 613. **Lindemuth.** *1901.* Ber. bot. Ges. **19**, 515. **Mc Callum.** *1905.* Bot. Gaz. **40**, 97 u. 241. **Mann.** *1906.* Zellhautbildung um plasmolysierte Protoplasten. Diss. Leipzig. **Massart.** *1898.* Mém. cour. Acad. belg. in 8° **57**. **Miehe.** *1905.* Ber. bot. Ges. **23**, 257. **Montemartini.** *1904.* Atti Istit. bot. Pavia (N. S.) **10**. **Peters.** *1897.* B. z. K. d. Wundheilung bei Helianthus. Diss. Göttingen. **Schumann.** *1899.* Morphologische Studien, S. 238. Leipzig. **Schwendener.** *1878.* Mechan. Theorie d. Blattstellungen. — *1883ff.* Sitzungsber. Berlin 1883, 1895, 1899, 1900, 1901 u. Ber. bot. Ges. **20**, 249. **Simon.** *1904.* Jahrb. wiss.

Bot. **40**, 103. **Strasburger.** *1901.* Jahrb. wiss. Bot. **36**, 493. **Tobler.** *1903.* Jahrb. wiss. Bot. **39**, 527. **Voechting.** *1878.* Organbildung. Bonn. — *1885.* Jahrb. wiss. Bot. **16**, 367. — *1887.* Bibl. bot., Heft 4. — *1892.* Ueb. Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen. — *1894.* Jahrb. wiss. Bot. **26**, 438. — *1899.* Jahrb. wiss. Bot. **34**, 1. — *1902.* Jahrb. wiss. Bot. **38**, 83. — *1906.* Bot. Ztg. **64**, 101. **De Vries.** *1891.* Jahrb. wiss. Bot. **22**, 35. **Winkler.** *1901.* Jahrb. wiss. Bot. **36**, 1. — *1902.* Ber. bot. Ges. **20**, 81. — *1902 a.* Ebenda 500. — *1902 b.* Bot. Ztg. **60**, II, 262. — *1903.* Jahrb. wiss. Bot. **38**, 501. — *1905.* Annales Buitenzorg (2), **5**, 32.

[**Kniep.** *1907.* (Induktion der Polarität bei Fucus) Jahrb. wiss. Bot. **44**, 635. **Korschelt,** E. *1907.* Regeneration und Transplantation. Jena.]

Vorlesung 27 und 28.

Askenasy. *1877.* Bot. Ztg. **35**, 793. **Baranetzki.** *1879.* Mém. d. l'Acad. de St. Pétersbourg (7), **27**. **Becquerel,** P. *1906.* Compt. rend. **143**, 974. **Benecke.** *1898.* Jahrb. wiss. Bot. **32**, 453. — *1906.* Bot. Ztg. **64**, II, 97. **Berthold.** *1886.* Protoplasmamechanik. Leipzig. — *1904.* Z. Physiologie d. pflanzl. Organisation **2**, I. Leipzig. **Büsgen.** *1901.* Allg. Forst- u. Jagdzeitung (Augustheft). **Engler,** A. *1903.* Ref. i. Bot. Ztg. **61**, II, 377. **Fischer,** A. *1890.* Jahrb. wiss. Bot. **22**, 73. — *1905.* Flora **94**, 478. — *1907.* Ber. bot. Ges. **25**, 108. **Godlewski.** *1889—90.* Anzeiger d. Akad. in Krakau. **Goebel.** *1880.* Bot. Ztg. **38**, 753. — *1887.* Ber. bot. Ges. **5**, S. LXIX. — *1893.* Biolog. Schilderungen **2**, 217. Marburg. — *1905.* Flora **95**, 411. **Haemmerle.** *1901.* Fünfstücks Beitr. z. wiss. Bot. **4**, 149. **Hanstein.** *1877.* Bot. Abhandl. **3**, Heft 3. **Holtermann.** *1907.* Einfluß des Klimas auf den Bau der Pflanzengewebe. Leipzig. **Howard.** *1906.* Diss. Halle. **Huber.** *1898.* Bot. Cbl. **76**, 259. **Hunger.** *1887.* Ueber einige vivipare Pflanzen u. die Erscheinung der Apogamie. Diss. Rostock. **Johannsen.** *1900.* Das Aether-Verfahren beim Frühtreiben. Jena. **Jost.** *1891—93.* Bot. Ztg. **49**, 485 u. **51**, 89. **Kienitz.** *1880.* Bot. Cbl. **1**, 53. **Klebs.** *1889.* Biol. Cbl. **9**, 609. — *1896.* Ueb. die Fortpflanzungsphysiologie d. niederen Organismen. Jena. — *1903.* Willkürliche Entwicklungsänderungen. Jena. — *1904.* Biol. Cbl. **24**, 257. — *1905.* Jahrb. wiss. Bot. **42**, 155. — *1906.* Abh. naturf. Ges. Halle **25**. **Kolkwitz.** *1901.* Ber. bot. Ges. **19**, 285 (vgl. Blätter f. Gerstenbau etc. Nov. 1901). **Küster.** *1898.* Fünfstücks Beitr. z. wiss. Bot. **2**, 401. **Lindemuth.** *1896.* Ber. bot. Ges. **14**, 244. **Loew.** *1905.* Flora **94**, 124. **Moebius.** *1897.* Beitr. z. Lehre v. d. Fortpflanzung d. Gewächse. Jena. **Peyritsch.** *1882.* Jahrb. wiss. Bot. **13**, 1. **Pfeffer.** *1881.* Pflanzenphys. 1. Aufl. **2**. — *1893.* Druck u. Arbeitsleistung (Abh. K. Ges. Leipzig **20**). **Resa.** *1877.* Periode der Wurzelbildung. Bonn. Diss. **Sachs.** *1872.* Arb. Würzburg **1**, 99. — *1880—81.* Arb. Würzburg **2**, 452 u. 689. — *1887.* Arb. Würzburg **3**, 372. — *1892.* Flora **75**, 1. **Schimper.** *1898.* Pflanzengeographie. Jena. **Schmid.** *1901.* Ber. bot. Ges. **19**, 76. **Schröder.** *1886.* Unters. Tübingen **2**, 1. **Simon.** *1906.* Jahrb. wiss. Bot. **43**, 1. **Strasburger.** *1880.* Zellbildung u. Zellteilung, 3. Aufl. S. 81. — *1900.* Biol. Cbl. **20**, 657. **True.** *1895.* Annals Bot. **9**, 390. **Ursprung.** *1904.* Bot. Ztg. **62**, 189. **Voechting.** *1884.* Organbildung im Pflanzenreich **2**. Bonn. — *1893.* Jahrb. wiss. Bot. **25**, 149. — *1899.* Jahrb. wiss. Bot. **34**, 1. **Volkens.** *1903.* Gartenflora **52**, 591. **Wieler.** *1891.* Allg. Forst- u. Jagdzeitung (Märzheft). — *1892.* Tharandter Forstl. Jahrb. **42**, 72. — *1893.* Cohns Beitr. z. Biologie **6**, 1. — *1897.* Tharandter Forstl. Jahrb. **47**, 172. **Wiesner.** *1889.* Bot. Ztg. **47**, 1. — *1894.* Sitzungsber. Wien **103**, 401. — *[1898] 1897.* Ber. bot. Ges. **15**, 503. — *1902.* Biologie d. Pflanzen, 2. Aufl. Wien. — *1906.* Ber. bot. Ges. **24**, 32 (hier ältere Lit.). **Winkler,** A. *1883.* Ber. bot. Ges. **1**, 452. **Winkler,** H. *1903.* Ber. bot. Ges. **21**, 96.

Vorlesung 29.

Bateson. Progressus **1**, 368. **Beijerinck.** *1901.* Bot. Ztg. **59**, 113. **Boveri.** *1905.* Jen. Zeitschr. f. Naturw. (N. F.) **32**, 455. **Braun,** Alex. *1851.* Erscheinung der Verjüngung in der Natur. — *1857/59.* Ueber Parthenogenesis. (Abh. Berl. Akad.) **Correns.** *1900 a.* Ber. bot. Ges. **18**, 158. — *1900 b.* Bot. Ztg. **58**, 229. — *1901 a.* Ber. bot. Ges. **19**, 71 (Zusammenfass. Bericht). — *1901 b.* Bibliotheca botan. Heft 53. — *1903.* (S. 452.) Bot. Ztg. **61**, 113 (Zusammenfass. Bericht). — *1903.* (S. 453). Ber. bot. Ges. **21**, 133. — *1905 a.* Ibid. **23**, 70. — *1905 b.* Verhandl. Ges. Dtsch. Naturf. Meran. **Darwin.** *1868.* Das Variieren der Pflanzen u. Tiere. Leipzig. **2**, 180. (Deutsch von Carus.) — *1876.* Effects of Cross- and Self-fertilisation. London. **Delage.** *1895.* Structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité. Paris. **Ernst.** *1901.* Flora **88**, 37. **Farmer** and **Digby.** *1907.* Annals Bot. **21**, 161. **Focke.** *1881.* Die Pflanzenmischlinge. Berlin. **Guignard.** *1899.*

Revue gén. bot. 11. **Haeckel.** *1866.* Generelle Morphologie. Berlin. **Hegelmaier.** *1901.* Ber. bot. Ges. 19, 488. — *1903.* Ibid. 21, 6. **Jost.** *1907.* Bot. Ztg. 65. 77. **Juel.** *1900a.* Svenska Akad. Handlingar 33. **Klebs.** *1896.* Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen u. Pilzen. Jena. **Koehne.** *[1902]. 1901* Gartenflora 50, 628. **Koelreuter.** *1761—66.* Vorl. Nachricht von e. das Geschlecht der Pflanzen betr. Versuchen u. Beobachtungen. Leipzig. (Ostwalds Klassiker, Nr. 41, 1893.) **Koernicke.** *1901.* Sitzungsber. niederrhein. Gesellsch. **Loeb.** *1899.* Amer. Journ. of Physiol. 3, 135. — *1906.* Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig. **Massart.** *1902.* Bullet. jard. bot. de Bruxelles. **Mendel.** *1866* u. *1870.* Abgedruckt in Ostwalds Klassiker Nr. 121 (1901). **Miehe.** *1901.* Flora 88, 105. **Müller-Thurgau.** *1898.* Landw. Jahrb. d. Schweiz. — *1899.* Bot. Cbl. 77, 135. **Naudin.** *1862.* Nouv. Rech. sur l'hybridité d. Végét. Paris. **Nathansohn.** *1900a.* Ber. bot. Ges. 18, 99. **Nawaschin.** *1898.* Bullet. Acad. St. Pétersbourg. **Nemec.** *1904.* Sitzungsber. kgl. Gesellsch. Prag, Nr. 13. **Noll.** *1902.* Sitzungsber. niederrhein. Gesellsch. (10. Nov.) — *1905.* Ibid. (8. Mai.) **Rosenberg.** *1906.* Ber. bot. Ges. 24, 157. — *1907.* Botanisk Tidsskrift 28, 143. **Strasburger.** *1878.* Ueber Polyembryonie. Jena. Vgl. auch Braun 1857/59 u. Hanstein 1877. — *1884.* N. Unters. über d. Befruchtungsvorgang. Jena. — *1886.* Jahrb. wiss. Bot. 17, 52. — *1900a.* Histol. Beitr. 6. Jena. — *1900b.* Bot. Ztg. 58, 293. — *1904.* Jahrb. wiss. Bot. 41, 88. — *1905a.* Ibid. 42, 1. — *1905b.* Die stofflichen Grundlagen der Vererbung. Jena. — *1907.* Flora 97, 123. **Treub.** *1882.* Annales Buitenzorg 3, 122. **Tschermak.** *1900.* Zeitschr. landwirtschaftl. Versuchswesen in Oesterreich. **Voechting.** *1892.* Die Transplantation. Tübingen. **De Vries.** *1889.* Intrazellulare Pangenesis. — *1900.* Ber. bot. Ges. 18, 83. — *1903.* Die Mutationstheorie II. Leipzig. **Weismann.** *1892a.* Das Keimplasma. Jena. — *1892b.* Aufsätze über Vererbung. Jena. — *1902.* Vorträge über Deszendenztheorie. Jena. **Winkler.** *1900.* Nachr. d. K. Ges. Göttingen, Math.-phys. Kl. — *1901.* Jahrb. f. wiss. Bot. 36, 753. — *1906.* Annales Buitenzorg (2) 5, 208.

[**Strasburger.** *1907.* Individualität der Chromosomen- und Pfropfhybriden-Frage. Jahrb. wiss. Bot. 44, 482.]

Vorlesung 30.

Bonnier. *1895.* Ann. sc. nat. (7), 20, 217. **Correns.** *1904.* Arch. f. Rassen- u. Gesellsch.-Biol. 1, 27. **Darwin.** *1860.* Die Entstehung der Arten. (Deutsch von Bronn nach der 2. Aufl.) — *1868.* Das Variieren der Tiere und Pflanzen. (Deutsch von Carus.) **Detto.** *1904.* Die Theorie der direkten Anpassung. Jena. **Errera.** *1904.* Une leçon élém. s. l. Darwinisme. Bruxelles. **Goebel.** *1898.* Studium u. Auffassung d. Anpassungserscheinungen bei Pflanzen. München. — *1904.* Biol. Cbl. 24, 673. **Goette.** *1898.* Vererbung u. Anpassung. Rektoratsrede, Straßburg. **Hildebrand.** *1899.* Bot. Cbl. 77, 177. **Hofmeister.** *1868.* Allg. Morphol. d. Gewächse. Leipzig. **Johannsen.** *1903.* Erblichkeit in Populationen. Jena. **Jordan.** *1875.* Rem. sur le fait de l'existence en société à l'état sauvage des espèces végétales affines. Lyon. **Klebahn.** *1904.* Die wirtswechselnden Rostpilze. Berlin. **Klebs.** *1903.* Willkürliche Entwicklungsänderungen. Jena. — *1906.* Abhandl. naturf. Ges. Halle 25. **Korschinsky.** *1901.* Flora 89, 240. **Lotsy.** *1906.* Vorles. über Deszendenztheorieen I. Jena. **Ludwig.** *1900.* Bot. Cbl. Beih. 9, 89. **Nägeli.** *1884.* Theorie der Abstammungslehre. München u. Leipzig. **Nordhausen.** *1903.* Ber. bot. Ges. 21, 30. **Plate.** *1903.* Ueber die Bedeutung des Darwinschen Selektionsprinzips. **Reinke.** *1901.* Einleitung in die theoretische Biologie. Berlin. **Rosen.** *1889.* Bot. Ztg. 47, 565. **Sachs.** *1893.* Flora 77, 234, Anm. **Schenk.** *1884.* Ber. bot. Ges. 2, 479. **Solms-Laubach,** H., Graf zu. *1900.* Bot. Ztg. 58, 167. — *1905.* Die leitenden Gesichtspunkte der Pflanzengeographie. Leipzig. **Voechting.** *1886.* Jahrb. wiss. Bot. 17, 297. — *1898.* Ibid. 31, 391. — *1899.* Ibid. 34, 1. **De Vries.** *1901a* u. *1903.* Die Mutationstheorie. Leipzig. — *1901b.* Die Mutation und die Mutationsperioden. Leipzig. — *1906.* Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation. Deutsch von Klebahn. Berlin. **Wallace.** *1891.* Der Darwinismus. (Deutsch von Brauns.) Braunschweig. **Weismann.** *1892.* Ges. Aufsätze über Vererbung. Jena. — *1902.* Vorträge über Deszendenztheorie. Jena. **Wettstein.** *1898.* Grundzüge der geographisch-morphologischen Methode d. Pflanzensystematik. Jena. — *1900.* Ber. bot. Ges. 18, 184. — *1903.* Der Neu-Lamarckismus. Jena. **Winkler,** H. *1902.* Ber. bot. Ges. 20, 494.

[**Klebs.** *1907.* Studien über Variation. Arch. f. Entwicklungsmechanik 24, 29.]

Vorlesung 31.

Askenasy. *1900.* Verhandl. Naturhist. Verein Heidelberg (N. F.) 6. **Bütschli.** *1892.* U. über die mikroskop. Schäume und das Protoplasma. Leipzig. — *1898.*

Abh. Kgl. Gesellsch. d. Wiss. Göttingen. — *1898*. Unters. über Strukturen etc. (Vgl. auch den zusammenfassenden Bericht von Schuberg. Zool. Cbl. 1900, **7**.) — *1900*. Verh. d. Naturhist. Vereins Heidelberg (N. F.) **6**, 287. **Eichholz.** *1885*. Jahrb. wiss. Bot. **17**, 543. **Ganong.** *1904*. Annals Bot. **18**, 631. (Vgl. auch Bot. Ztg., 1905, **63**, II, 12.) **Van Gerichten.** *1876*. Ber. D. chem. Gesellsch. **9**, 1121. **Hildebrand.** *1873*. Jahrb. wiss. Bot. **9**, 235. **Kamerling.** *1898*. Bot. Cbl. **73**, 369. **Kraus,** Gr. *1866*. Jahrb. wiss. Bot. **5**, 83. **Mez.** *1904*. Jahrb. wiss. Bot. **40**, 157. **Nägeli,** C. *1858*. Pflanzenphys. Unters. **3**. (Die Stärkekörner.) **Nägeli** u. **Schwendener.** *1877*. Das Mikroskop. 2. Aufl., Leipzig, 414 ff. **Reinke.** *1879*. Unters. über Quellung (Hansteins bot. Abhdlgn. **4**). **Rodewald.** *1895*. Versuchsstat. **45**, 201. **Schrodt.** *1897*. Ber. bot. Ges. **15**, 104. **Schwendener.** *1899*. Sitzungsber. Berlin, S. 101. — *1902*. Sitzungsber. Berlin, S. 1056. **Steinbrinck.** *1873*. Untersuchungen über die anatomischen Ursachen des Aufspringens der Früchte. Diss. Bonn. — *1878*. Bot. Ztg. **36**, 561. — *1888*. Ber. bot. Ges. **6**, 385. — *1891*. Flora **74**, 193. — *1895*. Dodonaea Bot. Jaarboek **7**. Grundzüge der Oeffnungsmechanik von Blütenstaub- u. e. Sporenbehältern. — *1898*. Ber. bot. Ges. **16**, 97. — *1899a*. Festschr. f. Schwendener, S. 165. Berlin. — *1899b*. Ber. bot. Ges. **17**, 170. — *1901*. Ber. bot. Ges. **19**, 552. — *1903*. Ibid. **21**, 217. — *1906*. Biol. Cbl. **26**, 657. **Volkens.** *1884*. Jahrb. d. Berliner Bot. Gartens **3**, 6. **Weberbauer.** *1901*. Bot. Cbl. Beih. **10**, 393. **Zimmermann.** *1881*. Jahrb. wiss. Bot. **12**, 542.

Vorlesung 32.

Askenasy. *1879*. Verh. naturw. Verein Heidelberg (N. S.) **2**. **De Bary.** *1884*. Morphologie und Biologie der Pilze etc. Leipzig. **Copeland.** *1896*. Einfluß der Temperatur u. des Lichtes auf d. Turgor. Diss. Halle. **Correns.** *1891*. Jahrb. wiss. Bot. **22**, 161. **Darwin.** *1877*. Die Befruchtung der Orchideen. **Dutrochet.** *1837*. Mém. pour servir à l'histoire des végétaux etc. Paris. **1**, 451. **Eichholz.** *1885*. Jahrb. wiss. Bot. **17**, 543. **Eschenhagen.** *1889*. Einfluß v. Lösungen versch. Konzentration auf Schimmelpilze. Diss. Leipzig. **Fischer,** H. *1898*. Cohns Beitr. z. Biol. **8**, 53. **Heinsius v. Mayenburg.** *1901*. Jahrb. wiss. Bot. **36**, 381. **Hildebrand.** *1873*. Jahrb. wiss. Bot. **9**, 235. **Pantanelli.** *1904*. Jahrb. wiss. Bot. **40**, 303. **Pfeffer.** *1892*. Energetik. (Abh. K. Ges. d. Wiss. Leipzig **18**.) — *1893*. Druck- u. Arbeitsleistung. Ibid. **20**. **Pringsheim.** *1858*. Jahrb. wiss. Bot. **1**, 189. **Raciborski.** *1905*. Bull. Acad. Crac. S. 461. **Rysselberghe.** *1899*. Mém. couron. Acad. belg. in 8° **58**, 1. **Schwendener** u. **Krabbe.** *1893*. Jahrb. wiss. Bot. **25**, 323. **Stange.** *1892*. Bot. Ztg. **50**, 253. **De Vries.** *1877*. Unters. über die mech. Ursachen der Zellstreckung. Leipzig.

Vorlesung 33 und 34.

Ambronn. *1884*. Ber. math.-phys. Kl., Ges. d. Wiss. Leipzig. **Bach.** *1907*. Jahrb. wiss. Bot. **44**, 57. **Baranetzky.** *1883*. Mém. d. l'Acad. de St. Pétersbourg (Ser. 2) **31**. — *1901*. Flora **89**, 138. **Bruck.** *1904*. Zeitschr. f. allg. Physiol. **3**. **Cholodnyj.** *1906*. Ref. Bot. Ztg. 1907 **65**, II, 189. **Czapek.** *1895*. (S. 532 u. ff.) Sitzungsber. Wien **104**, 1197. — *1895*. (S. 522 u. ff.) Jahrb. wiss. Bot. **27**, 269. — *1898*. Jahrb. wiss. Bot. **32**, 175. — *1900*. Jahrb. wiss. Bot. **35**, 313. — *1902*. Ber. bot. Ges. **20**, 464. — *1903*. Ber. bot. Ges. **21**, 243. — *1905*. Annals Bot. **19**, 75. — *1906*. Jahrb. wiss. Bot. **43**, 361. **Darwin,** Ch. *1881*. Bewegungsvermögen d. Pflanze. (D. v. Carus) Stuttgart. **Darwin,** Fr. *1892*. Annals Bot. **6**, 245. — *1899*. Annals Bot. **13**, 567. — *1902*. Linn. Soc. Journal. Bot. **34**, 266, vgl. Bot. Ztg. **61**, II, 23. — *1903*. Proc. R. Soc. **71**, 362. — *1904a*. Proc. R. Soc. **73**, 477. — *1904b*. British Association Cambridge. **Dutrochet.** *1824*. Recherches sur la structure intime etc. (Ostwalds Klassiker Nr. 154.) **Elfving.** *1880a*. Arb. Würzburg **2**, 489. — *1880b*. Acta Soc. Fenn. **12**. — *1884*. Ofversigt Finska Wetensk. förhandlingar. **Ewart.** *1898*. Annales Buitenzorg **15**, 187. **Fitting.** *1905*. Jahrb. wiss. Bot. **41**, 221 u. 331. — *1907*. Bot. Ztg. **65**, II, 185. **Frank.** *1868*. Beitr. z. Pflanzenphysiologie. Leipzig. — *1870*. Die natürl. wagerechte Richtung von Pflanzenteilen. Leipzig. **Gius.** *1905*. Oest. bot. Zeitschr. **Goebel.** *1880*. Bot. Ztg. **38**, 790. **Haberlandt.** *1900*. Ber. bot. Ges. **18**, 261. — *1902*. Ibid. **20**, 189. — *1903*. Jahrb. wiss. Bot. **38**, 447. — *1905*. Ibid. **42**, 321. — *1906a* Sitzungsber. Wien. **115**, I, 577. — *1906b*. Bot. Ztg. **64**, II, 300. **Hartig.** *1901*. Holzuntersuchungen Berlin. **Hilburg.** *1881* Unters. Tübingen **1**, 23. **Hofmeister.** *1863*. Jahrb. wiss. Bot. **3**, 77. **Johnsohn.** *1828*. Vgl. Linnaea 1830, **5**, 145 d. Literaturber. **Jost.** *1901*. Bot. Ztg. **59**, 1. — *1902*. Biol. Cbl. **22**, 161. **Karsten.** *1890*. Ber. bot. Ges. **8** (55). **Knight.** *1806*. Ostwalds Klassiker Nr. 62. Leipzig 1895. **Kohl.** *1894*. Die Mechanik der Reizkrümmungen. Marburg. **Kolkwitz.** *1895*. Ber. bot. Ges. **13**, 495. **Kraus,** G. *1880*, *1884*. Abhandl. naturf. Ges. Halle. **15**, 1.

16, 1. **Lidfors.** *1902.* Jahrb. wiss. Bot. **38**, 343. **Linsbauer.** *1907.* Flora **97**, 267. **Luxburg,** Graf H. *1905.* Jahrb. wiss. Bot. **41**, 399. **Massart.** *1902.* Mém. couron. in 8°, Acad. Bruxelles. **Meischke.** *1899.* Jahrb. wiss. Bot. **33**, 363 Anm. 1. **Miehe.** *1902.* Jahrb. wiss. Bot. **37**, 527. **Moebius.** *1899.* Festschrift für Schwendener 37. Berlin. **Němec.** *1900.* Ber. bot. Ges. **18**, 241. — *1901.* Jahrb. wiss. Bot. **36**, 80. — *1902* Ber. bot. Ges. **20**, 339. - *1904.* Bot. Cbl. Beih. **17**, 45. — *1905.* Studien über Regeneration, S. 334. Berlin. **Noll.** *1885.* Bot. Ztg. **43**, 664. — *1885/87.* Arb. Würzburg **3**, 189 u. 315. — *1888.* Ibid. **3**, 496. — *1892.* Ueber heterogene Induktion. Leipzig. — *1895.* Flora **81**, 36. — *1896.* Das Sinnesleben d. Pflanzen. Ber. Senckenbergische Ges. Frankfurt. — *1900.* Jahrb. wiss. Bot. **34**, 457. — *1901.* Sitzungsber. niederrhein. Ges. Bonn. — *1902.* Ber. bot. Ges. **20**, 403. — *1905.* Sitzungsber. niederrhein. Ges. Bonn. **Pfeffer.** *1875.* Periodische Bewegungen. Leipzig. — *1893a.* Die Reizbarkeit der Pflanzen (Verhandl. Ges. der Naturf.). — *1893b.* Druck- und Arbeitsleistung (Abh. Kgl. Ges. Leipzig **20**). **Piccard.** *1904.* Jahrb. wiss. Bot. **40**, 94. **Pinot.** *1829.* Annal. sc. nat. (1), **17**, 94. **Portheim.** *1904.* Sitzungsber. Wien **113**, 619. **Richter.** *1902.* Funktion d. Wurzelspitze. Diss. Freiburg. **Rothert.** *1894.* Flora **78**, 179. **Sachs.** *1872.* Arb. Würzburg **1**, 193. — *1873a.* Flora **56**, 321. — *1873b.* Arb. Würzburg **1**, 385. — *1874.* Ibid. **1**, 584. — *1879.* Ibid. **2**, 209. - *1882.* Ibid. **2**, 719. — *1888.* Ibid. **3**. Tafeln. **Samuels.** *1905.* Oest. bot. Zeitschr. **55**, 273. **Schenck,** H. *1892.* Beitr. z. Biologie und Anatomie der Lianen. Jena. **Schober.** *1899.* Anschauungen über den Geotropismus seit Knight. Hamburg. **Schröder.** *1904.* Bot. Cbl. Beih. **16**, 269. **Schulze.** *1907.* Zeitschr. physiol. Chem. **50**, 508. **Schwendener.** *1881.* Sitzungsber. Berlin 1077. - *1886.* Ibid. 663. **Schwendener u. Krabbe.** *1892.* Abhandl. Berlin. Akad. **Stahl.** *1884.* Ber. bot. Ges. **2**, 383. **Tischler.** *1905.* Flora, **94**, 1. **Treub.** *1882/83.* Annales Buitenzorg **3**. **Voechting.** *1882.* Die Bewegungen d. Blüten und Früchte. Bonn. — *1884.* Organbildung im Pflanzenreich **2**. Bonn. — *1898.* Ber. bot. Ges. **16**, 37. *1902.* Bot. Ztg. **60**, 87. **De Vries.** *1873.* Arb. Würzburg **1**, 317. — *1880.* Landw. Jahrb. **9**, 473. — **Wachtel.** *1899.* Bot. Ztg. **57**, II, 227. **Wiesner.** *1902.* Sitzungsber. Wien **111**, 733. **Wortmann.** *1886.* Bot. Ztg. **44**, 273, 601, 617. **Zacharias.** *1905.* Bot. Ges. **23**, 358.

Vorlesung 35.

Berthold. *1882.* Jahrb. wiss. Bot. **13**, 569. **De Candolle.** *1832.* Physiologie végétale **3**, 1086. **Correns.** *1892.* Flora **75**, 87. **Czapek.** *1895.* Sitzungsber. Wien **104**, I, 337. - *1898a.* Jahrb. wiss. Bot. **32**, 175. — *1898b.* Flora **86**, 425. — *1906.* Jahrb. wiss. Bot. **43**, 145. **Darwin.** *1881.* Bewegungsvermögen. (Deutsch v. Carus.) Stuttgart. **Figdor.** *1893.* Sitzungsber. Wien **102**, I, 45. **Fitting.** *1907.* Jahrb. wiss. Bot. **44**, 177. **Frank.** *1870.* Die natürl. wagerechte Richtung von Pflanzenteilen. Leipzig. **Haberlandt.** *1901.* Biol. Cbl. **21**, 369, vgl. auch Ber. bot. Ges. **19**, 569. *1905.* Die Lichtsinnesorgane d. Laubblätter. Leipzig. (Vorl. Mitt. Ber. bot. Ges. **22**, 105.) — *1906.* Ber. bot. Ges. **24**, 361. — *1907.* Biol. Cbl. **27**, 289. **Hansgirg.** *1890.* Ber. bot. Ges. **8**, 353. **Hofmeister.** *1867.* Die Lehre von der Pflanzenzelle, 293. **Kniep.** *1907.* Biol. Cbl. **27**, 97. **Kohl.** *1894.* Die Mechanik d. Reizkrümmungen. Marburg. **Lebedew.** *1901.* Annalen d. Physik (4), **6**, 433. **Massart.** *1888.* Bull. Acad. Bruxelles (3), **16**, 590. **Molisch.** *1905.* Ber. bot. Ges. **23**, 1. **Mohl.** *1851.* Die vegetabile Zelle, 140. Braunschweig. **Müller-Thurgau.** *1876.* Flora **59**, 65. **Němec.** *1901.* Reizleitung und reizleitende Strukturen. Jena. **Noll.** *1885/87.* Arb. Würzburg **3**, 189 u. 315. — *1892.* Heterogene Induktion. Leipzig. **Oltmanns.** *1892.* Flora **75**, 183. — *1897.* Flora **83**, 1. **Pfeffer.** *1884.* Unters. Tübingen **1**, 407. **Richter.** *1906.* Sitzungsber. Wien **115**, I, 265. **Rothert.** *1894.* Cohns Beitr. z. Biol. **7**, 1. **Sachs.** *1879.* Arb. Würzburg **2**, 226. **Schwendener u Krabbe.** *1892.* Abh. Berlin. Akad. **Stahl.** *1880.* Bot. Ztg. **38**, 412. *1881.* Ueber sog. Kompaßpflanzen. Jena. **Voechting.** *1888.* Bot. Ztg. **46**, 501. **Wiesner.** *1878/80.* Die heliotr. Ersch. im Pflanzenreich. (Denkschriften d. k. k. Akad. Wien **39** u. **43**.) — *1899.* Biol. Cbl. **19**, 1. — *1901.* Ibid. **21**, 801.

[**Sperlich.** *1907.* Optische Verhältnisse in der oberseitigen Blattepidermis etc. Sitzungsber. Wien **116**, 675. **Nordhausen.** *1907.* Ber. bot. Ges. **25**, 398.]

Vorlesung 36.

De Bary. *1884.* Vgl. Morphologie u. Biologie d. Pilze. Leipzig. **Bennet.** *1904.* Bot. Ga[illegible] 41. **Berg.** *1899.* Lunds Univ. Arsskrift **35**. **Brunchorst.** *1884.* Ber. b[illegible] 04. **Darwin.** *1881.* Bewegungsvermögen d. Pflanzen. (Deutsch v. C[illegible]rt. **Dietz.** *1888.* Unters. Tübingen **2**, 478. **Elfving.** *1882.*

Bot. Ztg. **40**, 257. — *1890.* Commentationes var. Univ. Helsingfors. **Errera.** *1892.* Annals Bot. **6**, 373. — *1906.* Rec. Inst. bot. Bruxelles **6**, 303. **Ewart.** *1905.* Proc. R. Soc. B. **77**, 63. **Fitting.** *1907.* Jahrb. wiss. Bot. **44**, 177. **Fulton.** *1906.* Bot. Gaz. **41** **Gassner.** *1906.* Bot. Ztg. **64**, 149. **Hegler.** *1891.* Verh. d. Ges. d. Naturf. 108. **Jönsson.** *1883.* Ber. bot. Ges. **1**, 512. **Juel.** *1900.* Jahrb. wiss. Bot. **34**, 507. **Kihlmann.** *1883.* Act. Soc. Fennicae **13**. **Klercker.** *1891.* Oefvers. Vetensk. Akad. Förhandl. Stockholm **10**, 778. **Lidfors.** *1899.* Ber. bot. Ges. **17**, 236. **Lilienfeld.** *1905.* Ber. bot. Ges. **23**, 191. **Massart.** *1889.* Arch. de Biologie (van Beneden et Bambeke) **9**, 515. **Miyoshi.** *1894 a.* Bot. Ztg. **52**, 1. — *1894 b.* Flora **78**, 76. **Molisch.** *1883.* Sitzungsber. Wien **88**, I, 897. — *1884.* Ibid. **90**, I, 111. *1889.* Sitzungsanzeiger Wien. Akad. — *1893.* Sitzungsber. Wien **102**, I, 423. **Newcombe.** *1902 a.* Bot. Gaz. **33**, 177. *1902 b.* Annals Bot. **16**, 429. — *1904.* Bot. Cbl. Beih. **17**, 61. **Pfeffer** nach Rothert. *1894.* Flora **79**, 212. **Sachs.** *1872.* Arb. Würzburg **1**, 209. — *1873.* Ebenda **1**, 385. **Sammet.** *1905.* Jahrb. wiss. Bot. **41**, 611. **Singer.** *1903.* Ber. bot. Ges. **21**, 175. **Spalding.** *1894.* Annals Bot. **8**, 423. **Steyer.** *1901.* Reizkrümmungen bei Phycomyces. Leipziger Diss. Pegau. **Van Tieghem.** *1884.* Traité de botanique. Paris. **Voechting.** *1888.* Ber. bot. Ges. **6**, 167. — *1890.* Jahrb. wiss. Bot. **21**, 285. — *1902.* Bot. Ztg. **60**, 87. **Wiesner.** *1878/80.* Die heliotrop. Erscheinungen. (Denkschr. W. Akad.) **Wortmann.** *1881.* Bot. Ztg. **39**, 368. — *1883.* Ibid. **41**, 457. — *1885.* Ibid. **43**, 193.

Vorlesung 37.

Batalin. *1877.* Flora **60**, 36. **Correns.** *1896 a.* Bot. Ztg. **54**, 1. — *1896 b.* Ibid. **54**, 21. **Darwin.** *1876 a.* Die Bewegungen u. Lebensweise kletternder Pflanzen (Carus). Stuttgart. — *1876 b.* Insektenfressende Pflanzen (Carus). Stuttgart. **Errera.** *1884.* Bot. Ztg. **42**, 497. **Ewart.** *1898.* Annales Buitenzorg **15**, 187. **Fitting.** *1902.* Ber. bot. Ges. **20**, 373. — *1903 a.* Jahrb. wiss. Bot. **38**, 545. — *1903 b.* Ibid. **39**, 424. **Haberlandt.** *1901.* Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perzeption mechanischer Reize. Leipzig. (2. Aufl. 1906.) **Mac Dougal.** *1896.* Ber. bot. Ges. **14**, 151. **Müller,** O. *1887.* Cohns Beitr. z. Biol. **4**, 97. **Nordhausen.** *1900.* Jahrb. wiss. Bot. **34**, 235. **Peirce.** *1894.* Annals Bot. **8**, 53. **Pfeffer.** *1885.* Untersuch. Tübingen **1**, 483. **Trzebinsky.** *1902.* Anzeiger der Akad. zu Krakau. **Treub.** *1882/3.* Annales Buitenzorg **3**. **De Vries.** *1886.* Bot. Ztg. **44**, 1.

Vorlesung 38.

Batalin. *1873.* Flora **56**, 450. **Brücke.** *1848.* Archiv f. Anat. u. Physiol. (Ostwalds Klassiker No. 95.) **Burgerstein.** *1902.* Bewegungsersch. d. Perigonblätter von Tulipa u. Crocus (Jahresber. Erzherzog-Rainer-Gymnasium, Wien). **Darwin.** *1881.* Das Bewegungsvermögen der Pflanzen (Carus). Stuttgart. **Fischer,** Alfr. *1890.* Bot. Ztg. **48**, 673. **Fitting.** *1903.* Jahrb. wiss. Bot. **38**, 545. **Hansgirg.** *1893.* Physiologische u. phykophytologische Untersuchungen. Prag. **Hensel.** *1905.* University Studies Nebraska **5**, 191. **Hilburg.** *1881.* Unters. Tübingen **1**, 23. **Jost.** *1895.* Jahrb. wiss. Bot. **27**, 403. — *1898.* Ibid. **31**, 345. **Košanin.** *1905.* Einfl. von Temperatur u. Aetherdampf auf die Lage der Laubblätter. Diss. Leipzig. **Noll.** *1892.* Heterogene Induktion. Leipzig. **Oltmanns.** *1895.* Bot, Ztg. **53**, 31. **Pantanelli.** *1900.* Atti soc. dei Naturalisti. Modena (4), **2**. — *1904.* Jahrb. wiss. Bot. **40**, 303. **Pfeffer.** *1873.* Physiologische Untersuchungen. Leipzig. — *1875.* Periodische Bewegungen. Leipzig. **Sachs.** *1863.* Flora **46**, 449. **Schilling.** *1895.* Einfl. von Bewegungshemmungen auf Arbeitsleistung. Jena. **Schwendener.** *1897.* Sitzungsber. Berlin 228. — *1898.* Ibid. 176. **Schwendener** u. **Krabbe.** *1892.* Abh. Berl. Akad. **Schübeler.** *1873.* Die Pflanzenwelt Norwegens. Christiania. **Semon.** *1905.* Biol. Cbl. **25**, 241. **Stahl.** *1897.* Bot. Ztg. **55**, 71. **Vines.** *1889.* Annals Bot. **3**. **Voechting.** *1888.* Bot. Ztg. **46**, 501. — *1891.* Ibid. **49**, 113. **Wiedersheim.** *1904.* Jahrb. wiss. Bot. **40**, 230.

[**Pfeffer.** *1907.* Untersuch. über die Entstehung der Schlafbewegungen der Blattorgane. Abh. Kgl. sächs. Ges. d. Wiss. **30**, 259.]

Vorlesung 39.

Bert. 1867. Mém. Soc. des sc. phys. Bordeaux 1866. Paris. — *1870.* Ibid. 20. Febr. 1870. **Bonnier.** *1892.* Rev. gén. bot. **4**, 513. **Brücke.** *1848.* Archiv f. Anatomie und Physiologie. (Ostwalds Klassiker Nr. 95.) **Burck.** *1901.* Bot. Cbl. **89**, 645 (Ref.). **Correns.** *1892.* Flora **75**, 87. **Darwin.** *1881.* Das Bewegungsvermögen der Pflanzen (Carus). Stuttgart. **Dutrochet.** *1837.* Mém. pour servir à l'hist. d. végét. et d. animaux. Paris. **Fitting.** *1903.* Jahrb. wiss. Bot. **39**, 424. — *1905.* Ergebnisse d. Physiol. **4**, 684. — *1906.* Ibid. **5**, 155. **Haberlandt.** *1890.* Das reizleitende Gewebesystem der Sinnpflanze. Leipzig. — *1898.* Annales Buiten-

zorg. Suppl. 2, 33. — *1901.* Sinnesorgane im Pflanzenreich etc. Leipzig. **Hansgirg.** *1890.* Bot. Cbl. 43, 409. — *1893.* Physiologische und phykophytologische Untersuchungen. Prag. **Hilburg.** *1881.* Unters. Tübingen 1, 23. **Linsbauer.** *1905.* Sitzungsber. Wien 114, I, 809. **Minden.** *1901.* Flora 88, 238. **Oliver.** *1887.* Ber. bot. Ges. 5, 162. **Pfeffer.** *1873a.* Physiol. Untersuchungen. Leipzig. — *1873b.* Jahrb. wiss. Bot. 9, 308. — *1890.* Plasmahaut etc. Abh. K. Ges. d. Wiss. Leipzig 16, 185. **Rothert.** *1894.* Cohns Beiträge zur Biologie 7, 1.

Vorlesung 40.

Correns. *1892.* Flora 75, 87. **Czapek.** *1898.* Jahrb. wiss. Bot. 32, 175. **Darwin.** *1881.* Das Bewegungsvermögen der Pflanzen (Carus). Stuttgart. **Errera.** *1896.* L'optimum (Rev. Univ. Bruxelles 1). — *1900.* Génération spontan. (Revue Univ. Bruxelles 5). **Fitting.** *1905.* Ergebnisse der Physiologie 4, 684. — *1906.* Ibid. 5, 155. — *1907.* Jahrb. wiss. Bot. 44, 177. **Fritzsche.** *1899.* Beeinflussung der Circumnutation d. versch. Einfl. Diss. Leipzig. **Gad.** *1880.* Bot. Ztg. 38, 216. **Haberlandt.** *1905.* Biol. Cbl. 25, 446. **Hannig.** *1906.* Bot. Ztg. 64, 1. **Hofmeister.** *1874.* Württemb. naturw. Jahresh. **Hosseus.** *1903.* Beeinfl. d. autonom. Variationsbewegungen d. e. äuß. Faktoren. Diss. Leipzig. **Molisch.** *1904.* Ber. bot. Ges. 22, 372. **Morren.** *1842.* Mém. Acad. Bruxelles 15. **Neubert.** *1902.* Jahrb. wiss. Bot. 38, 119. **Noll.** *1885.* Bot. Ztg. 43, 664. — *1892.* Heterogene Induktion. Leipzig. — *1906.* Sinnesleben der Pflanzen. Ber. Senckenbergischen naturf. Gesellsch. **Oltmanns.** *1892.* Flora 75, 183. **Pfeffer.** *1875.* Periodische Bewegungen. Leipzig. — *1893.* Reizbarkeit der Pflanzen. (Gesellsch. d. Naturf. u. Aerzte. Verhandl.) **Rothert.** *1903.* Jahrb. wiss. Bot. 39, 1. **Scholz.** *1892.* Cohns Beitr. z. Biol. 5, 373. **Stahl.** *1897.* Bot. Ztg. 55, 71. **Tamman.** *1898.* Zit. nach Errera 1900. **Voechting.** *1882.* Bewegungen der Blüten u. Früchte. Bonn. **Wiesner.** *1878.* Sitzungsber. Wien 77, I. **Winkler, E.** *1902.* Krümmungsbewegungen von Spirogyra. Diss. Leipzig. **Wortmann.** *1887.* Bot. Ztg. 45, 49.

Vorlesung 41.

Aderhold. *1888.* Jen. Zeitschr. f. Naturw. 22, 310. **De Bary.** *1864.* Die Mycetozoen, 2. Aufl. Leipzig. **Berthold.** *1886.* Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig. **Bütschli.** *1892.* Untersuch. über die mikrosk. Schäume. Leipzig. **Celakowsky.** *1898.* Bull. de l'Acad. d. sc. de Bohème. **Clark.** *1888.* Ber. bot. Ges. 6, 277. **Correns.** *1897.* Ber. bot. Ges. 15, 139. **Engelmann.** *1879.* Hermanns Handb. d. Physiologie 1. Leipzig. **Ewart.** *1897.* Journ. of the Linn. Soc. Botany 33, 123. — *1903.* On the physics and physiology of protopl. streaming. Oxford. **Fischer,** A. *1894.* Jahrb. wiss. Bot. 27, 1. — *1901.* Archiv f. Entwicklungsmechanik 13, 1. **Hauptfleisch.** *1892.* Jahrb. wiss. Bot. 24, 173. **Hofmeister.** *1867.* Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig. **Jennings.** *1904.* Public. Nr. 16, Carnegie-Institut. of Wash; vgl. auch Biol. Cbl. 1905. **Jensen.** *1902.* Ergebnisse der Physiologie 1. Wiesbaden. **Josing.** *1901.* Jahrb. wiss. Bot. 36, 197. **Keller.** *1890.* Ueber Protoplasmaströmung. Diss. Zürich. **Kretschmar.** *1903.* Jahrb. wiss. Bot. 39, 273. **Kühne.** *1898.* Zeitschr. f. Biol. 36, 425. **Lauterborn.** *1896.* Untersuch. über Bau, Kernteilung u. Bewegung der Diatomeen. Leipzig. **Müller,** O. *1897.* Ber. bot. Ges. 15, 70. **Nägeli.** *1860.* Beitr. z. wiss. Bot., Heft 2, S. 96. Leipzig. **Pfeffer.** *1884.* Unters. Tübingen 1, 363. — *1890.* Plasmahaut (Abh. Kgl. Ges. d. Wiss. Leipzig 16, 185). **Quincke.** *1888.* Annalen der Physik (N. F.) 35. **Ritter.** *1899.* Flora 86, 329. **Schaefer.** *1898.* Flora 85, 135. **Schütt.** *1889.* Jahrb. wiss. Bot. 33, 594. **Stahl.** *1880.* Bot. Ztg. 38, 393. **Strasburger.** *1878.* Wirkung des Lichtes u. der Wärme auf Schwärmsporen. Jena. **Verworn.** *1901.* Allg. Physiol. 3. Aufl. Jena. **De Vries.** *1885.* Bot. Ztg. 43, 1. **Wille.** *1902.* Biol. Cbl. 22, 257.

Vorlesung 42.

Aderhold. *1888.* Jen. Zeitschr. f. Naturw. 22, 310. **De Bary.** *1864.* Die Mycetozoen, 2. Aufl. Leipzig. **Beijerinck.** *1893.* Cbl. Bakt. 14. **Buller.** *1900.* Annals Bot. 14, 543. **Chmielewsky.** *1904.* Bot. Cbl. Beih. 16, 53. **Cohn.** *1852.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 4, 111. **Darwin.** *1876.* Insektenfressende Pflanzen (Carus). Stuttgart. **Engelmann.** *1881.* Pflügers Archiv 26. — *1882.* Ibid. 29. — *1883.* Bot. Ztg. 41, 4. **Famintzin.** *1867.* Jahrb. wiss. Bot. 6, 1. **Farmer and Digby.** *1907.* Annals. bot. 21, 161. **Jennings.** *1897* u. f. (Zit. nach Rothert 1901.) **Jensen.** *1893.* Pflügers Arch. 53. **Jönsson.** *1883.* Ber. bot. Ges. 1, 512. **Kniep.** *1906.* Jahrb. wiss. Bot. 43, 215. **Küster.** *1905.* Ber. bot. Ges. 23, 254. **Lewis.** *1898.* Annals Bot. 12, 418. **Lidfors.** *1905.* Jahrb. wiss. Bot. 41, 65. **Loeb, J.** *1906.* Arch. f. ges. Phys. 115, 564. **Loeb** u. **Budgett.** *1897.* Pflügers Archiv 65. **Koernicke.** *1901.* Sitzungsber. niederrhein. Ges. Bonn. **Massart.** *1889.* Archives de Biologie (van

Beneden et Bambeke) **9**, 515. — *1891a.* Bullet. Acad. Belg. **22.** — *1891b.* Ibid. **22**, 158. **Miehe.** *1901.* Flora **88**, 105. **Miyoshi.** *1897.* Journ. of College of Sc. Tokyo **10**, II, 143. **Moore, Sp. le Marchant.** *1887.* Journal Linn. Soc. **24**, 200. **Němec.** *1901.* Reizleitung und reizleitende Strukturen. Jena. **Nestler.** *1898.* Sitzungsber. Wien **107**, I, 706. **Oltmanns.** *1892.* Flora **75**, 183. **Pfeffer.** *1884.* Unters. Tübingen **1**, 363. — *1888.* Ibid. **2**, 582. **Rothert.** *1901.* Flora **88**, 371. **Schwarz, Fr.** *1884.* Ber. bot. Ges. **2**, 51. **Senn.** *1904.* Dunkellage der Chlorophyllkörner. Winterthur. **Shibata.** *1905a.* Bot. Magaz. **19**, 39. — *1905b.* Jahrb. wiss. Bot. **41**, 561. *1905c.* Bot. Magaz. **19**, 79 u. 126. **Stahl.** *1880.* Bot. Ztg. **38**, 297. — *1884.* Ibid. **42**, 145. **Stange.** *1890.* Bot. Ztg. **48**, 107. **Strasburger.** *1878.* Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen. Jena. **Tangl.** *1884.* Sitzungsber. Wien **90**, I, 10. **Towle.** *1900.* Am. Journal of Physiol. **3**, 360. **Verworn.** *1901.* Allgem. Physiologie. 3. Aufl. Jena. **Voegler.** *1891.* Bot. Ztg. **49**, 641. **Winogradsky.** *1887.* Bot. Ztg. **45**, 493. **Wortmann.** *1885.* Ber. bot. Ges. **3**, 117.

[**Shibata and Miyake.** *1907.* Physiol. of Cycas Spermatozoids. Bot. Magaz. **21**, 45.]

Register.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 3226






Stanford University Libraries
3 6105 011 540 551

